



ARTÍCULO / ARTICLE

MORTALIDAD Y RECLUTAMIENTO DE ÁRBOLES EN UN BOSQUE TEMPLADO DE PINO-ENCINO EN JALISCO

MORTALITY AND TREE RECRUITMENT IN A TEMPERATE PINE-OAK FOREST IN JALISCO STATE

Azucena Gabriela Trigueros Bañuelos¹, Raymundo Villavicencio García²
y Ana Luisa Santiago Pérez²

RESUMEN

En la dinámica forestal y los patrones sucesionales intervienen algunos procesos como la mortandad e incorporación de individuos, cuyo conocimiento fundamenta las acciones de protección y manejo de bosques. Se evaluó la mortalidad y el reclutamiento de la masa arbórea en el área natural protegida Sierra de Quila, Jalisco. En 31 sitios permanentes de monitoreo se realizaron dos mediciones: una en el año 2002 y otra en 2010, que incluyeron todos los árboles con diámetro normal ≥ 7 cm, además de los reclutados. Los códigos de mortalidad registrados fueron: muerto en pie, derribado o roto, cortado y sin rastro aparente. Se estimaron los coeficientes de mortalidad, coeficiente de reclutamiento exponencial y la vida media del bosque. En el primer muestreo se contabilizaron 918 individuos, distribuidos en 17 especies; y en el segundo 879, con 16 especies. Se obtuvo una tasa anual de mortalidad de 1.75 % y un coeficiente de mortalidad exponencial de 1.77 %. La tasa anual de reclutamiento fue 1.08 % y el coeficiente de reclutamiento exponencial 1.07 %. La vida media estimada del bosque varió entre sitios para un promedio de 45.4 años. Las diferencias entre muestras, tanto en individuos como en las tasas demográficas denotaron un desequilibrio en la dinámica poblacional del bosque.

Palabras clave: Dinámica forestal, ecología forestal, inventario, remediación, sitios permanentes, sucesión forestal.

ABSTRACT

Forest dynamics and succession patterns involve certain processes including mortality and incorporation of individuals, the knowledge of which is the basis for forest protection and management actions. The mortality and tree recruitment rates in the natural reserve of *Sierra de Quila, Jalisco*, were assessed. Two measurements were carried out in 31 permanent monitoring sites: one in the year 2002, and another in the year 2010. These measurements included all the trees with a normal diameter of ≥ 7 cm, apart from the recruited trees. The registered mortality codes were: standing dead, felled, cut down and dead with no apparent traces. The mortality rates, the exponential recruitment rate and the average life span of the forest were estimated. The first sampling involved 918 individuals distributed in 17 species, and the second sampling included 877 individuals distributed in 16 species. An annual mortality rate of 1.75 % and an exponential mortality rate of 1.77 % were calculated. The annual recruitment rate was 1.08 %, and the exponential recruitment rate was 1.07 %. The estimated average life span of the forest varied between sites, but the overall average was 45.4 years. The differences between the samples, for both individuals and demographic rates, indicated an imbalance in the population dynamics of the forest.

Key words: Forest dynamics, forest ecology, inventory, remeasurement, permanent sites, forest succession.

Fecha de recepción/receipt date: 8 de abril de 2014; Fecha de aceptación/acceptance date: 8 de julio de 2014.

¹ Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Correo-e: azucenggb@msn.com

² Departamento de Producción Forestal, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.

INTRODUCCIÓN

Los bosques cuando no son expuestos a disturbios de impacto relevante mantienen un relativo equilibrio en sus funciones ecosistémicas; por el contrario, un efecto negativo tiene como consecuencia la fragmentación, deforestación y otras pérdidas intrínsecas del ecosistema. Los bosques, por lo tanto, no son estáticos, sino que están en constante cambio debido a circunstancias tanto naturales como artificiales. La dinámica se refiere a las modificaciones naturales y de eventos atípicos que suceden a través del tiempo en la composición y estructura de las masas forestales (Sheil *et al.*, 2000; Brassard y Chen, 2010); por lo que los disturbios influyen de manera importante en la conservación de los bosques naturales.

Se especula que los sistemas clímax están, relativamente, estables o en equilibrio ecológico, pero son poco frecuentes en la naturaleza, ya que las alteraciones climáticas y las perturbaciones transforman de forma gradual los ecosistemas, lo que interrumpe, apresura o cambia el curso de la sucesión de las especies (Spurr y Barnes, 1982; Woods, 2000). Los incendios forestales, el aumento de la herbivoría, por la ganadería, y el aprovechamiento forestal irracional son algunos de los principales disturbios (Frelich, 2002).

La identificación y análisis de algunos de los procesos ecológicos complejos, sus cambios naturales y antrópicos, así como los sucesos atípicos requieren de la ejecución de investigaciones a largo plazo sobre las comunidades que integran los ecosistemas (Sheil *et al.*, 2000). Desde el punto de vista poblacional inciden sobre la dinámica forestal: la mortalidad y el reclutamiento; razón por la cual son indicadores útiles del funcionamiento de los ecosistemas (Carey *et al.*, 1994). La primera se describe como la cantidad de individuos que perecen en un período, mientras que el segundo alude a la capacidad de aumentar el número de árboles. El balance entre estos elementos demográficos es importante para mantener la densidad, la regeneración natural y la diversidad. La mortandad se genera por variables exógenas (enfermedades, plagas, estrés hídrico y térmico, actividades humanas) y endógenas de los individuos (competencia, decaimiento de los individuos). El reclutamiento está dado por la fecundidad, la adaptación genética y el crecimiento (Bormann y Likens, 1979; Londoño y Jiménez, 1999; Arriaga, 2000; Melo y Vargas, 2003 citado en Quinto *et al.*, 2009).

Una manera de obtener información acerca de la supervivencia, incorporación y muerte de los árboles, necesaria para determinar la mortandad e incorporación, es el monitoreo continuo en sitios permanentes (Päivinen *et al.*, 1994); el cual permite identificar patrones de la sucesión de especies, estado de salud y desarrollo; además, su análisis contribuye a determinar el balance entre el crecimiento, demanda poblacional y los estándares ambientales aceptables (Bellingham *et al.*, 2000; Hernández, 2007).

INTRODUCTION

The ecosystemic functions of forests, when not exposed to disturbances that have a relevant impact, maintain a relative balance; conversely, a negative effect results in fragmentation, deforestation and other intrinsic losses of the ecosystem. Therefore, forests are not static but are in constant change due to both natural and artificial circumstances. The dynamics are the effect of the natural modifications and atypical events that occur through time on the composition and structure of forest masses (Sheil *et al.*, 2000; Brassard and Chen, 2010); thus, disturbances exert an important influence on the conservation of natural forests.

Climax systems are assumed to be relatively stable or in an ecological balance, but they are not very frequent in nature, as alterations of the climate and disturbances gradually transform the ecosystems; this interrupts, accelerates or changes the course of the succession of the species (Spurr and Barnes, 1982; Woods, 2000). Forest fires, increased herbivory due to livestock breeding, and irrational forest exploitation are some of the main disturbances (Frelich, 2002).

The identification and analysis of some of the complex ecological processes, their natural and anthropic changes, and the atypical events call for long-term research in the communities that make up the ecosystems (Sheil *et al.*, 2000). From the point of view of the population, mortality and tree recruitment have an impact on forest dynamics, which is why they are useful indicators of the functioning of the ecosystems (Carey *et al.*, 1994). The former is described as the amount of individuals that perish within a given period, while the latter refers to the ability to increase the number of trees. The balance between these demographic elements is important to maintain the density, natural regeneration and diversity. Mortality is generated by exogenous variables (diseases, pests, hydrologic and thermal stress, anthropogenic activities) and endogenous variables (competition, decline of the individuals). Tree recruitment is determined by fecundity, genetic adaptation and growth (Bormann and Likens, 1979; Londoño and Jiménez, 1999; Arriaga, 2000; Melo and Vargas, 2003 quoted by Quinto *et al.*, 2009).

A way to obtain information about the survival, incorporation and death of the trees needed to determine the mortality and incorporation is through continual monitoring in permanent sites (Päivinen *et al.*, 1994), which allows identification of species succession patterns, health status and development; furthermore, their analysis contributes to determine the balance between growth, population demand and acceptable environmental standards (Bellingham *et al.*, 2000; Hernández, 2007).

Specifically in protected areas, it is important to carry out ongoing forest inventories in order to provide information that may contribute to the understanding of the mortality and forest

De manera específica, en áreas protegidas es importante efectuar inventarios forestales continuos que proporcionen información que coadyuve a comprender los procesos de mortandad e incorporación forestal; asimismo las evaluaciones de estas tasas por periodos largos brindan una mayor confiabilidad en su estimación, y en combinación con estudios en lapsos cortos ofrecen detalles sobre causas, intensidad y patrones de muerte en un ecosistema (Kolb *et al.*, 1994). Lo anterior es fundamental tanto para el desarrollo de planes eficientes de ordenamiento forestal, como para llevar a cabo acciones racionales en conservación, restauración y manejo sostenible de espacios protegidos (Kolb *et al.*, 1994; Bellingham *et al.*, 2000; Hernández, 2007). En este sentido, el objetivo del presente trabajo es calcular las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento en bosques de pino-encino del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila (APFFSQ), con base en la remediación de sitios permanentes de monitoreo en un intervalo de ocho años (2002-2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

La zona de estudio se localiza en el APFFSQ, a 100 km al suroeste de la ciudad de Guadalajara, en el estado de Jalisco. Se sitúa entre 20°14' y 20°22' N, 103°56' y 104°08' O (SARH, 1993) (Figura 1). La mayor parte de la sierra es una meseta cubierta por un bosque de Pino-Encino, mientras que en su flanco sur predomina el bosque de Encino y la Selva Baja Caducifolia. Otras comunidades vegetales asociadas y de extensión reducida son el bosque de Galería, bosque Espinoso y bosque Mesófilo de Montaña (Guerrero y López, 1997). En el bosque de Pino-Encino las especies más abundantes son *Quercus resinosa* Liebm (41 %), *Pinus lumholtzii* Rob. & Fern. (15.7 %) y *Pinus douglasiana* Martínez (11.5 %) (Villavicencio *et al.*, 2006).

De las microcuencas tributarias que se originan en la parte alta del área natural protegida (ANP), destaca la del río Santa Rosa, ya que su afluente es permanente y uno de los principales abastecedores de agua para el poblado de Tecolotlán (Vega *et al.*, 2011); tiene una superficie de 14.9 km², de la cual 92 % corresponde a un bosque templado de Pino-Encino, Selva Baja Caducifolia y bosque de Galería (Figura 1). Su clima predominante es el templado subhúmedo C (W₂)(W), con lluvias en verano y con una temperatura promedio de 18.6 °C (Köppen modificado por García, 1964); la precipitación pluvial media anual es de 876 mm. La microcuenca tiene los siguientes subtipos de suelo, según la clasificación de la FAO/UNESCO: Regosol eútrico (34.2 %), Cambisol húmico (26.5 %), Feozem háptico (25.3 %), Cambisol eútrico (13.3 %) y Leptosol (0.7 %) (Villavicencio *et al.*, 2013).

En el año 2002, Villavicencio (2004) estableció una red sistemática de 93 sitios de monitoreo permanente sobre un área piloto con una orientación de sur a norte en la parte central del APFFSQ; su área de estudio representaba los

incorporación processes; likewise, the long-term evaluations of these rates afford greater reliability to their estimation, and, combined with short-term studies, they provide details as to the causes, intensity and death patterns within an ecosystem (Kolb *et al.*, 1994). This is critical to the development of an efficient forest zoning plans and to the implementation of rational actions for the conservation, restoration and sustainable management of protected areas (Kolb *et al.*, 1994; Bellingham *et al.*, 2000; Hernández, 2007). In this sense, the objective of this paper is to estimate the annual mortality and tree recruitment rates in pine-oak forests of the Sierra de Quila Flora and Fauna Protection Area (APFFSQ, Spanish acronym), based on the remeasuring of permanent monitoring sites through an eight-year period (2002-2010).

MATERIALS AND METHODS

The study area is located within the APFFSQ, 100 km southwest of the city of Guadalajara, in the state of Jalisco. It lies between 20°14' and 20°22' N, 103°56' and at 104°08' W (SARH, 1993) (Figure 1). Most of the sierra is a plateau covered by a pine-oak forest, while on its southern flank holm oak forests and low deciduous rain forests prevail. Other associated vegetal communities on a reduced area are the gallery forest, the thorny forest and the cloud mountain forest (Guerrero and López, 1997). The most abundant species in the pine-oak forest are *Quercus resinosa* Liebm (41 %), *Pinus lumholtzii* Rob. & Fern. (15.7 %) and *Pinus douglasiana* Martínez (11.5 %) (Villavicencio *et al.*, 2006).

Among the tributary microbasins that originate in the higher part of the natural protected area (NPA), the most outstanding is that of the Santa Rosa river, whose affluent is permanent and is one of the sources of water for the village of Tecolotlán (Vega *et al.*, 2011); it has a surface of 14.9 km², of which 92 % is occupied by a temperate pine-oak forest, a low deciduous rain forest and a gallery forest (Figure 1). Its predominant climate is subhumid temperate C (W₂)(W), with summer rains and an average temperature of 18.6 °C (Köppen modified by García, 1964); its mean annual rain precipitation is 876 mm. The microbasin has the following soil subtypes, according to the FAO/UNESCO classification: Eutric regosol (34.2 %), Humic cambisol (26.5 %), Haplic phaeozem (25.3 %), Eutric cambisol (13.3 %) and Leptosol (0.7 %) (Villavicencio *et al.*, 2013).

In the year 2002, Villavicencio (2004) established a systematic network of 93 permanent monitoring sites on a pilot area with a south to north orientation in the central part of APFFSQ; his study area was representative of the main types of vegetation, soil and altitudinal strata. This network was distributed in even straight lines, and the centers of the sites were evenly localized at distances of 400 m; in each 500 m² circular site all the trees with a normal diameter of ≥ 7 cm (ND, at 1.30) were registered.

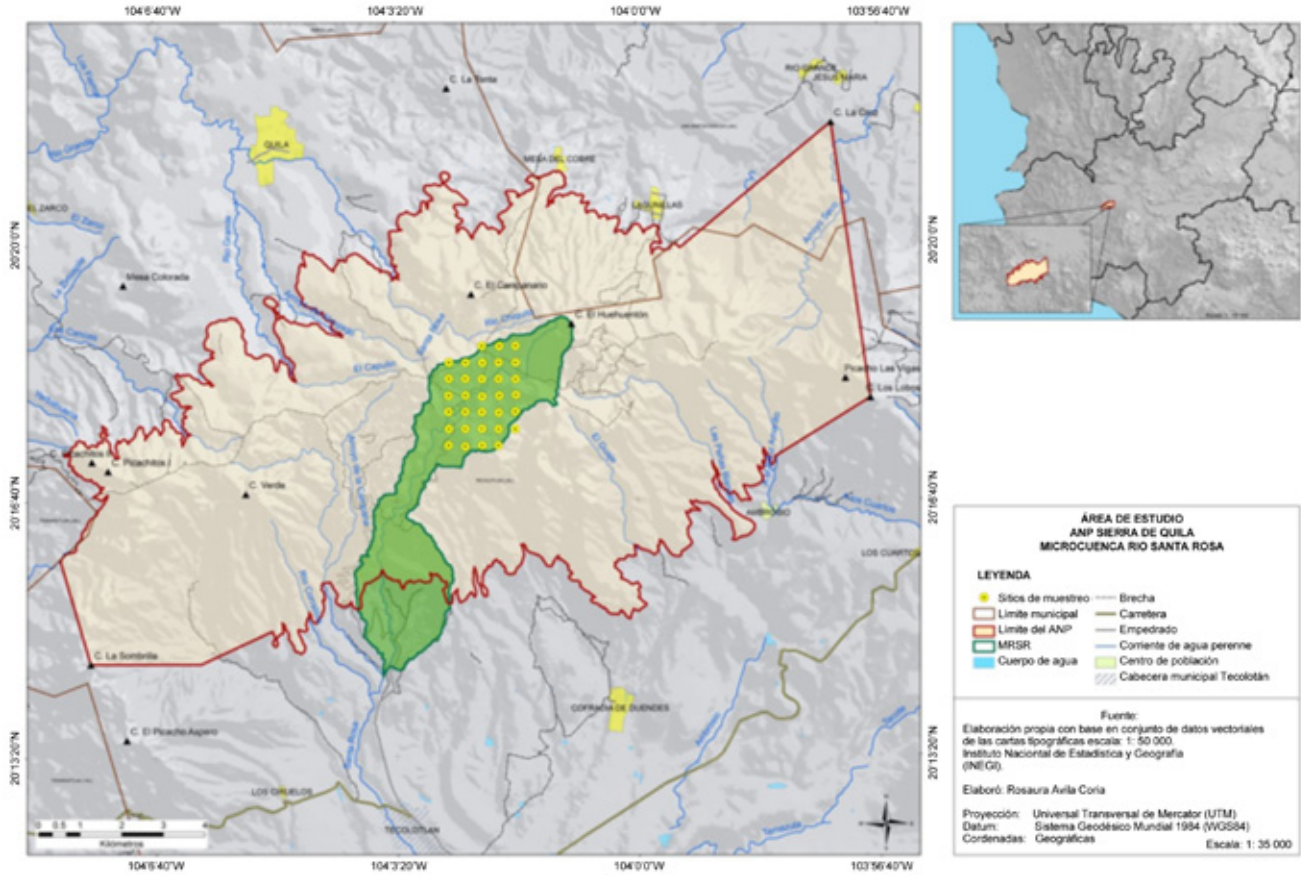


Figura 1. Localización del Área Natural Protegida “Sierra de Quila”, Jalisco; delimitación de la microcuenca del río Santa Rosa y referencia de sitios de muestreo.

Figure 1. Location of the *Sierra de Quila* Natural Protected Area, in *Jalisco*; delimitation of the microbasin of the *Santa Rosa* River and reference of sampling sites.

principales tipos de vegetación, suelo y estratos altitudinales. Esta red se distribuyó con rumbo franco y los centros de los lugares se localizaron a equidistancias de 400 m; en cada sitio circular de 500 m² se registró todo el arbolado ≥ 7 cm de diámetro normal (DN, a 1.30 m).

Esa red inicial de muestreo se utilizó como la base de datos de referencia para el año 2010. Se seleccionaron 31 sitios ubicados en el bosque templado de la microcuenca del río Santa Rosa, en los cuales se remidió todo el arbolado ≥ 7 cm de DN. En cada sitio se registró el diámetro, la altura, el estado fitosanitario, la posición social de cada árbol en la masa forestal y otros parámetros ambientales. Se cuantificaron los árboles muertos y los reclutados que alcanzaron el diámetro mínimo. De acuerdo a Londoño y Jiménez (1999) se definieron los siguientes códigos para clasificar la condición observada de muerte de un árbol: muerto en pie, derribado o roto, cortado y sin rastro

This baseline site network was used as the reference database for the year 2010. 31 sites located in the temperate forest of the microbasin of the *Santa Rosa* river (MSRR) were selected, and all the trees with a ND of ≥ 7 cm were remeasured. In each site, the diameter, height, phytosanitary status, and social position of each tree within the forest mass, as well as other environmental parameters, were recorded. The dead and recruited trees with the minimum diameter were quantified. According to Londoño and Jiménez (1999), the following codes were determined to classify the observed condition of the death of a tree: dead standing, felled or broken, cut, and with no apparent traces. In order to assess the demographic processes, the recruitment and mortality rates were estimated using the mathematical models described by Quinto *et al.* (2009); the mean life of the forest and the duplication time were calculated using the expressions quoted by Aguilar and Reynel (2011).



aparente. Con la finalidad de evaluar el proceso demográfico se estimaron las tasas de reclutamiento y mortalidad mediante los modelos matemáticos descritos por Quinto *et al.* (2009); así como la vida media del bosque y el tiempo de duplicación con las expresiones referidas por Aguilar y Reynel (2011).

Tasa anual de mortalidad. Calcula la mortandad de los árboles por sitio de muestreo:

$$m = \left\{ 1 - \left[\frac{(N_0 - N_m)}{N_0} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100$$

Donde:

- m = Tasa anual de mortalidad expresada en porcentaje
- N_0 = Número de árboles al principio del período
- N_m = Número de árboles muertos
- t = Tiempo transcurrido entre los dos inventarios

Coefficiente de mortalidad exponencial. Evalúa el decremento poblacional por sitio de muestreo:

$$\lambda m = \left\{ \frac{\ln \left[\frac{N_0}{(N_0 - N_m)} \right]}{t} \right\} \times 100$$

Donde:

- λm = Coeficiente de mortalidad exponencial expresada en porcentaje
- \ln = Logaritmo neperiano
- N_0 = Número de árboles al principio del período
- N_m = Número de árboles muertos
- t = Tiempo transcurrido entre los dos inventarios

Tasa anual de reclutamiento. Estima la incorporación de árboles por sitio de muestreo:

$$r = \left\{ \left[\frac{(N_0 - N_r)}{N_0} \right]^{\frac{1}{t}} - 1 \right\} \times 100$$

Donde:

- r = Tasa anual de reclutamiento expresada en porcentaje
- N_0 = Número de árboles al principio del período
- N_r = Número de árboles reclutados
- t = Tiempo transcurrido entre los dos inventarios



Annual mortality rate. It calculates tree mortality by sampling site:

$$m = \left\{ 1 - \left[\frac{(N_0 - N_m)}{N_0} \right]^{\frac{1}{t}} \right\} \times 100$$

Where:

- m = Annual mortality rate expressed as a percentage
- N_0 = Number of trees at the beginning of the period
- N_d = Number of dead trees
- t = Time elapsed between the two inventories

Exponential mortality rate. It evaluates the population decrease by sampling site:

$$\lambda m = \left\{ \frac{\ln \left[\frac{N_0}{(N_0 - N_m)} \right]}{t} \right\} \times 100$$

Where:

- λm = Exponential mortality rate expressed as a percentage
- \ln = Napierian logarithm
- N_0 = Number of trees at the beginning of the period
- N_d = Number of dead trees
- t = Time elapsed between the two inventories

Annual recruitment rate. It estimates tree incorporation by sampling site:

$$r = \left\{ \left[\frac{(N_0 - N_r)}{N_0} \right]^{\frac{1}{t}} - 1 \right\} \times 100$$

Where:

- r = Annual tree recruitment rate expressed as a percentage
- N_0 = Number of trees at the beginning of the period
- N_r = Number of recruited trees
- t = Time elapsed between the two inventories

Exponential recruitment rate. It deducts the population increase by sampling site:

$$\lambda r = \left\{ \frac{\ln \left[\frac{N_0 \cdot N_r}{N_0} \right]}{t} \right\} \times 100$$

Where:

- λr = Exponential mortality rate expressed as a percentage
- \ln = Napierian logarithm
- N_0 = Number of trees at the beginning of the period
- N_r = Number of recruited trees
- t = Time elapsed between the two inventories

Coefficiente exponencial de reclutamiento. Deduce el incremento poblacional por sitio de muestreo:

$$\lambda_r = \left\{ \frac{\ln \left[\frac{N_0 \cdot N_r}{N_0} \right]}{t} \right\} \times 100$$

Donde:

- λ_r = Coeficiente de mortalidad exponencial expresada en porcentaje
- \ln = Logaritmo neperiano
- N_0 = Número de árboles al principio del período
- N_r = Número de árboles reclutados
- t = Tiempo transcurrido entre los dos inventarios

Vida media del bosque. Se refiere al tiempo necesario para que la población en la muestra inicial disminuya a la mitad con la tasa actual de mortalidad; la expresión se interpreta en años:

$$T_{0.5} = \frac{\ln 0.5}{\ln (1 - m)}$$

Donde:

- $T_{0.5}$ = Vida media del bosque
- \ln = Logaritmo neperiano
- m = Tasa anual de mortalidad

Tiempo de duplicación. Es el tiempo requerido para que la población se duplique manteniendo la presente tasa de reclutamiento, la expresión se interpreta en años:

$$T_2 = \frac{\ln 2}{\ln (1 - r)}$$

Donde:

- T_2 = Vida media del bosque
- \ln = Logaritmo neperiano
- r = Tasa anual de reclutamiento

Se realizó un análisis de ANOVA de un factor para comparar la varianza entre cada medición (2002 y 2010) de los parámetros diámetro, altura y área basal por grupo de especies. La hipótesis nula probada para los parámetros DN, altura y área basal por grupo de especies se realizó con 90 % (alfa = 0.1) de intervalo de confianza. La hipótesis por aceptar o rechazar fue: $H_0: m_1 = m_2$, no existe cambio significativo entre los años de muestreo del diámetro, altura y área basal.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición de especies y parámetros dasométricos. En el año 2002 se registraron 918 individuos con un DN ≥ 7 cm, pertenecientes a 17 especies; mientras que en 2010 se midieron 879 árboles distribuidos en 16 taxa. El único taxón no registrado

Average life span of the forest. This refers to the amount of time required for the population of the baseline sample to decrease by one half at the current mortality rate; it is expressed in years:

$$T_{0.5} = \frac{\ln 0.5}{\ln (1 - m)}$$

Where:

- $T_{0.5}$ = Average life span of the forest
- \ln = Napierian logarithm
- m = Annual mortality rate

Duplication time. It is the amount of time required for the population to duplicate at the current recruitment rate; it is expressed in years:

$$T_2 = \frac{\ln 2}{\ln (1 - r)}$$

Where:

- T_2 = Average life span of the forest
- \ln = Napierian logarithm
- r = Annual recruitment rate

An ANOVA analysis of a factor was carried out to compare the variance between the two measurements (2002 and 2010) of the parameters of diameter, height, and baseline area for each group of species. The null hypothesis was tested for the ND, height and baseline area of each group of species using a 90 % (alpha=0.1) confidence interval. The hypothesis to be accepted or rejected was: $H_0: m_1 = m_2$, i.e. there were no significant changes in diameter, height or baseline area between the sampling years.

RESULTS AND DISCUSSION

Species composition and dasometric parameters. In the year 2002, 918 individuals with a ND of ≥ 7 cm belonging to 17 species were registered; while in 2010, 879 trees distributed into 16 taxa were measured. The only unrecorded taxon in 2010 was *Crataegus pubescens* (Kunth) Steud., whose loss (3 individuals) was due to phytosanitary causes (Table 1). In a period of eight years a demographic decrease of 4.2 % was observed, since the density was 574 trees ha⁻¹ in 2002 and was reduced in 2010 to 549 individuals ha⁻¹. During this period, the density of seven species diminished; the three main species were *P. lumholtzii*, *Quercus coccolobifolia* Trel. and *Arbutus xalapensis* HBK.

As for the tree density, pine species like *P. lumholtzii*, *P. douglasiana* Martínez, *P. devoniana* Lindl. and *P. oocarpa* Scheide var. *oocarpa* contributed 44.9 % of the individuals in 2010 (Table 1). Particularly the first three are most abundant because concave slopes are a prevalent geoform in the area and they favor soil humidity. On the other hand, *P. oocarpa* is

en 2010 fue *Crataegus pubescens* (Kunth) Steud.; cuya pérdida (3 individuos) se debió a causas fitosanitarias (Cuadro 1). En el transcurso de ocho años se observó un decremento demográfico de 4.2 %, ya que en 2002 la densidad era de 574 árboles ha⁻¹ y en 2010 disminuyó a 549 individuos ha⁻¹. En este período, las especies que redujeron su densidad fueron siete y las tres principales: *P. lumholtzii*, *Quercus coccolobifolia* Trel. y *Arbutus xalapensis* HBK.

Con respecto a la densidad del arbolado, los pinos como *P. lumholtzii*, *P. douglasiana* Martínez, *P. devoniana* Lindl. y *P. oocarpa* Scheide var. *oocarpa* contribuyeron con 44.9 % de los individuos en 2010 (Cuadro 1). En particular, los tres primeros son más abundantes debido a que en la zona predomina una geofoma en laderas cóncavas, donde se favorece la humedad en el suelo. En el caso de *P. oocarpa* suele observarse en sitios con laderas convexas, con menor aporte de humedad. Aspecto que concuerda con lo referido por Jardel *et al.* (2004) para bosques mixtos de pino-latifoliadas y bosques de pino en la Sierra de Manantlán.

Pinus douglasiana y *P. lumholtzii* tuvieron valores similares en alturas; no obstante, *P. douglasiana* obtuvo una mayor ventaja en la competencia debido a su incremento diamétrico, y como consecuencia en el área basal (Cuadro 1). En los encinos, *Quercus resinosa* Liebm. fue dominante junto con los pinos, seguido por *Quercus coccolobifolia*. En contraste con la abundancia, *Quercus obtusata* Bonpl., *Quercus castanea* Née, *Quercus candicans* Née y *Quercus crassifolia* Bonpl. se presentaron en menor proporción (Cuadro 1). Con base en el estudio y mapa de vegetación generado para el área protegida por Villavicencio (2004), *Quercus resinosa* es un elemento dominante en el bosque de pino-encino (41 %) distribuido en el intervalo altitudinal de 2 000 a 2 300 m. En tanto, *Q. coccolobifolia*, *Q. obtusata* y *Q. castanea* corresponden, en su distribución altitudinal más acotada, al bosque de pino-encino entre 2 000 a 2 200 m; por otro lado, *Q. candicans* y *Q. crassifolia* se desarrollan en bosque de pino-encino en cotas superiores (2 200 a 2 450 m) o en cañadas con remanentes similares al bosque mesófilo de montaña (Guerrero y López, 1997).



commonly observed in sites with convex slopes and, therefore, with a lesser contribution to humidity. This agrees with what Jardel *et al.* (2004) refer for mixed pine and broadleaf forests and for pine forests in the Manantlán Sierra.

Pinus douglasiana and *P. lumholtzii* had similar height values; however, *P. douglasiana* obtained a greater advantage in the competition because of its increased diameter and, consequently, baseline area (Table 1). As for holm oaks, *Quercus resinosa* Liebm. was dominant along with the pines, followed by *Quercus coccolobifolia*. Contrarily, the proportion *Quercus obtusata* Bonpl., *Quercus castanea* Née, *Quercus candicans* Née and *Quercus crassifolia* Bonpl. is low (Table 1). Based on the vegetation study and map generated by Villavicencio (2004) for the protected area, *Quercus resinosa* is a predominant element in the pine-oak forest (41 %) and is distributed at an altitude between 2 000 and 2 300 m. While *Q. coccolobifolia*, *Q. obtusata* and *Q. castanea* are located at a more limited altitude, between 2 000 and 2 200 m, in the pine-oak forest. On the other hand, *Q. candicans* and *Q. crassifolia* occur in the pine-oak forest at higher altitudes (between 2 200 and 2 450 m) or in narrow valleys at altitudes similar to those of the mountain mesophytic forest (Guerrero and López, 1997).

Table 2 summarizes the descriptive data for composition and structure by species groups (pines, holm oaks, and other leafy species). Pine trees stood out for their abundance (N ha⁻¹, 46.2 %) and for their dominance (g m² ha⁻¹, 57.5 %) in the 2002 inventory, while in 2010 their abundance rate was 44.9, and their dominance rate, 60.7 %.

The variance analysis for the pine species group concluded that during the period between the two inventories, the change in ND, height and baseline area was statistically significant, since the F values for the three dasometric parameters were above their respective critical F values; the hypothesis was therefore rejected (Table 3).

The null hypothesis of the dasometric parameters for holm oak was accepted because there was no significant difference, *i.e.* the F values were below the critical value (Table 4). Specifically, the analysis for the dominant species, *Quercus resinosa*, was fitted to the expected F values for the holm oak group for normal diameter, height and baseline area (0.714, 0.230 and 0.871), which were not above the critical F value (2.714). This is reflected on the differences obtained between the samplings for these parameters, compared to the estimations for the pine group.



Cuadro 1. Datos descriptivos por especie y año de muestreo.
Table 1. Descriptive data by species and sampling year.

| Especie | N ha ⁻¹ | | N (%) | | \bar{h} (m) | | d (cm) | | g (m ² ha ⁻¹) | |
|--|--------------------|------|-------|------|---------------|------|--------|------|--------------------------------------|-------|
| | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 |
| <i>Acacia pennatula</i> (Schlecht. et Cham) Benth. | 1 | 1 | 0.1 | 0.1 | 7.5 | 10.2 | 22.5 | 30.0 | 0.026 | 0.046 |
| <i>Arbutus glandulosa</i> Mart. & Gal. | 11 | 8 | 1.9 | 1.5 | 6.7 | 8.1 | 12.0 | 13.1 | 0.134 | 0.123 |
| <i>Arbutus xalapensis</i> HBK | 13 | 9 | 2.2 | 1.6 | 6.3 | 6.1 | 14.2 | 14.2 | 0.245 | 0.243 |
| <i>Clethra hartwegii</i> Britton | 6 | 9 | 1.0 | 1.6 | 9.6 | 7.8 | 25.1 | 15.7 | 0.460 | 0.303 |
| <i>Comarostaphylis glaucescens</i> (Kunth) Zucc. ex Klotzsch | 1 | 2 | 0.2 | 0.3 | 3.4 | 4.1 | 13.0 | 11.6 | 0.017 | 0.022 |
| <i>Crataegus pubescens</i> (Kunth) Steud. | 3 | - | 0.4 | 0 | 5.3 | - | 14.5 | - | 0.050 | 0.000 |
| <i>Pinus devoniana</i> Lindl. | 18 | 26 | 3.1 | 4.7 | 15.0 | 14.4 | 29.7 | 26.7 | 1.720 | 2.239 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 91 | 90 | 15.4 | 15.8 | 13.1 | 15.9 | 24.6 | 27.0 | 5.779 | 6.896 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 149 | 123 | 25.2 | 21.6 | 14.1 | 16.1 | 21.5 | 23.9 | 7.006 | 6.799 |
| <i>Pinus oocarpa</i> Scheide var. <i>oocarpa</i> | 15 | 16 | 2.6 | 2.8 | 13.2 | 15.0 | 24.3 | 26.3 | 1.033 | 1.217 |
| <i>Prunus serotina</i> ssp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh | 1 | 1 | 0.2 | 0.1 | 13.8 | 24.0 | 21.5 | 68.4 | 0.065 | 0.237 |
| <i>Quercus candicans</i> Née | 2 | 1 | 0.3 | 0.2 | 8.8 | 9.1 | 15.0 | 17.8 | 0.037 | 0.033 |
| <i>Quercus castanea</i> Née | 12 | 10 | 2.1 | 1.8 | 12.7 | 14.7 | 24.4 | 23.9 | 0.805 | 0.593 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> Trel. | 55 | 50 | 9.4 | 8.9 | 8.2 | 8.3 | 16.2 | 16.2 | 1.606 | 1.323 |
| <i>Quercus crassifolia</i> Bonpl. | 1 | 1 | 0.1 | 0.1 | 17.0 | 14.5 | 52.0 | 54.0 | 0.137 | 0.148 |
| <i>Quercus obtusata</i> Bonpl. | 15 | 15 | 2.6 | 2.7 | 12.5 | 14.0 | 23.6 | 23.4 | 0.903 | 0.858 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 197 | 205 | 33.3 | 36.1 | 11.1 | 11.2 | 17.1 | 17.8 | 6.166 | 7.180 |
| Total | 592 | 567 | 100 | 100 | 11.9 | 13.0 | 20.1 | 21.3 | 26.19 | 28.26 |

N ha⁻¹ = número de árboles por hectárea; N (%) = porcentaje poblacional sobre el total de los árboles; \bar{h} (m) = altura promedio en metros; d (cm) = diámetro promedio en cm; g (m² ha⁻¹) = área basal por hectárea.

N ha⁻¹ = number of trees per hectare; N (%) = percentage of the total tree population; \bar{h} (m) = average height in meters; d (cm) = average diameter in cm; g (m² ha⁻¹) = baseline area per hectare.

En el Cuadro 2 se resumen los datos descriptivos en composición y estructura por grupo de especies (pinos, encinos, otras hojosas). Respecto a la abundancia (N ha⁻¹) y dominancia (g m² ha⁻¹) destacan los pinos con 46.2 y 57.5 %, respectivamente en el inventario de 2002, y con 44.9 y 60.7 % en el 2010.

En el análisis de varianza para el grupo de especies de pinos se concluyó que durante el tiempo transcurrido entre los dos inventarios, el cambio en DN, altura y área basal fue significativo estadísticamente, ya que los valores F de los tres parámetros dasométricos fueron superiores a sus respectivos valores críticos de F, por consiguiente la hipótesis se rechazó (Cuadro 3).

The change in the average ND and height of pines was 2.2 cm and 2 m, while for holm oaks it was merely 0.5 cm and 0.3 m. In relation to tree density, *Quercus resinosa* had the largest number of individuals in both inventories (197 trees ha⁻¹ in 2002, and 205 trees ha⁻¹ in 2010), as did the entire holm oak group (with 283 trees ha⁻¹); the pine group, on the other hand, decreased from 274 individuals ha⁻¹ in 2002 to 255 in 2010. These values may be related to the different intrinsic attributes of the two tree types.

At the *La Primavera* protected area, despite frequent forest fires, the holm oak populations maintain their survival rate; thus, the damage caused by fire and by the increase in the soil temperature enhances the resprouting capacity in certain species, as is the case of *Quercus resinosa*; this feature evinces its great adaptability to this type of disturbance (Arias *et al.*, 2009).



Cuadro 2. Datos descriptivos por grupo de especies y año de muestreo.

| Grupo de árboles | N ha ⁻¹ | | d (cm) | | \bar{h} (m) | | g (m ² ha ⁻¹) | |
|---------------------|--------------------|-------|--------|------|---------------|------|--------------------------------------|-------|
| | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 |
| Pinos | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 |
| Media | 274 | 255 | 23.3 | 25.4 | 13.8 | 15.8 | 0.057 | 0.067 |
| Desviación estándar | 257 | 229.5 | 13.5 | 14.5 | 5.1 | 6.2 | 0.065 | 0.074 |
| Mínimo | 0 | 0 | 7.0 | 7 | 2.5 | 3.9 | 0.004 | 0.004 |
| Máximo | 1280 | 1200 | 66.0 | 70.6 | 29.0 | 31.5 | 0.342 | 0.391 |
| Encinos | | | | | | | | |
| Media | 274 | 274 | 17.7 | 18.1 | 10.7 | 11.0 | 9.35 | 9.82 |
| Desviación estándar | 222 | 220.6 | 11.1 | 11.3 | 4.3 | 4.7 | 6.12 | 7.06 |
| Mínimo | 0 | 0 | 7.0 | 7.0 | 3.0 | 1.6 | 0 | 0 |
| Máximo | 760 | 720 | 77.0 | 69.1 | 28.0 | 27.0 | 21.29 | 27.96 |
| Otras hojosas | | | | | | | | |
| Media | 35 | 29 | 15.7 | 15.7 | 7.1 | 7.5 | 0.97 | 0.94 |
| Desviación estándar | 46.1 | 48.2 | 10.7 | 13.2 | 3.9 | 4.3 | 1.63 | 1.68 |
| Mínimo | 0 | 0 | 7.0 | 7.0 | 2.5 | 2.8 | 0 | 0 |
| Máximo | 160 | 200 | 60.0 | 68.4 | 20.5 | 24.0 | 7.90 | 7.35 |

N ha⁻¹ = número de árboles por hectárea; \bar{h} (m) = altura promedio en metros; d (cm) = diámetro promedio en cm; g (m² ha⁻¹) = área basal por hectárea.

Table 2. Descriptive data by group of species and sampling year.

| Tree group | N ha ⁻¹ | | d (cm) | | \bar{h} (m) | | g (m ² ha ⁻¹) | |
|---------------------|--------------------|-------|--------|------|---------------|------|--------------------------------------|-------|
| | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 |
| Pines | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 | 2002 | 2010 |
| Mean | 274 | 255 | 23.3 | 25.4 | 13.8 | 15.8 | 0.057 | 0.067 |
| Standard deviation | 257 | 229.5 | 13.5 | 14.5 | 5.1 | 6.2 | 0.065 | 0.074 |
| Minimum | 0 | 0 | 7.0 | 7 | 2.5 | 3.9 | 0.004 | 0.004 |
| Maximum | 1280 | 1200 | 66.0 | 70.6 | 29.0 | 31.5 | 0.342 | 0.391 |
| Holm oaks | | | | | | | | |
| Mean | 274 | 274 | 17.7 | 18.1 | 10.7 | 11.0 | 9.35 | 9.82 |
| Standard deviation | 222 | 220.6 | 11.1 | 11.3 | 4.3 | 4.7 | 6.12 | 7.06 |
| Minimum | 0 | 0 | 7.0 | 7.0 | 3.0 | 1.6 | 0 | 0 |
| Maximum | 760 | 720 | 77.0 | 69.1 | 28.0 | 27.0 | 21.29 | 27.96 |
| Other leafy species | | | | | | | | |
| Mean | 35 | 29 | 15.7 | 15.7 | 7.1 | 7.5 | 0.97 | 0.94 |
| Standard deviation | 46.1 | 48.2 | 10.7 | 13.2 | 3.9 | 4.3 | 1.63 | 1.68 |
| Minimum | 0 | 0 | 7.0 | 7.0 | 2.5 | 2.8 | 0 | 0 |
| Maximum | 160 | 200 | 60.0 | 68.4 | 20.5 | 24.0 | 7.90 | 7.35 |

N ha⁻¹ = number of trees per hectare; \bar{h} (m) = average height in meters; d (cm) = average diameter in cm; g (m² ha⁻¹) = baseline area per hectare.

Cuadro 3. Análisis de varianza de parámetros dasométricos del grupo de especies de pinos.

| | | DN (cm) | Altura (m) | Área basal (m ²) |
|--------------------|----------------------|---------|------------|------------------------------|
| Varianza | 2002 | 182.04 | 25.659 | 0.0043 |
| | 2010 | 209.82 | 37.899 | 0.0054 |
| Grados de libertad | Entre grupos | 1 | 1 | 1 |
| | Dentro de los grupos | 818 | 818 | 818 |
| | F | 4.975 | 26.916 | 4.314 |
| | Probabilidad | 0.0260 | 2.68E-07 | 0.038 |
| | Valor crítico para F | 2.712 | 2.712 | 2.712 |
| | H ₀ | Rechaza | Rechaza | Rechaza |

Table 3. Variance analysis of dasometric parameters of the pine species group.

| | | ND (cm) | Height (m) | Baseline area (m ²) |
|--------------------|----------------------|---------|------------|---------------------------------|
| Variance | 2002 | 182.04 | 25.659 | 0.0043 |
| | 2010 | 209.82 | 37.899 | 0.0054 |
| Degrees of freedom | Between groups | 1 | 1 | 1 |
| | Within groups | 818 | 818 | 818 |
| | F | 4.975 | 26.916 | 4.314 |
| | Probability | 0.0260 | 2.68E-07 | 0.038 |
| | Critical value for F | 2.712 | 2.712 | 2.712 |
| | H ₀ | Rejects | Rejects | Rejects |

La hipótesis nula de los parámetros dasométricos para los encinos se aceptó, porque no hubo una diferencia significativa; es decir, los valores de F estuvieron por debajo del valor crítico (Cuadro 4). En específico, el análisis para la especie dominante, *Quercus resinosa*, se ajustó con lo esperado para el conjunto de encinos, en la que los valores de F para el diámetro normal, altura y área basal (0.714, 0.230 y 0.871) no fueron superiores al valor crítico (2.714). Lo anterior se refleja en las diferencias obtenidas entre los muestreos de estos parámetros, en comparación con las estimaciones para el grupo de los pinos.

El cambio en el promedio de DN y altura de los pinos fue de 2.2 cm y 2 m; en contraste, para los encinos fue menor (0.5 cm y 0.3 m). En relación con la densidad del arbolado, *Quercus resinosa* presentó el mayor número de individuos en ambos inventarios (197, en 2002 y 205 árboles ha⁻¹, en 2010), así como el total del grupo de encinos (283 árboles ha⁻¹), mientras que el grupo de los pinos disminuyó de 274 a 255 individuos ha⁻¹; valores que podrían relacionarse con los diferentes atributos intrínsecos de ambos tipos de árboles.

En el APFF La Primavera, a pesar de los frecuentes incendios forestales, las poblaciones de los encinos mantienen su sobrevivencia; por lo tanto, el daño ocasionado por el

In terms of its altitudinal distribution and ecology in the *Sierra Madre Occidental (SMOC)*, *Quercus resinosa* has been classified as a pioneer species because of its rigid, thick, deciduous coriaceous leaves, which confer it resistance to evotranspiration; furthermore, its short stature allows a rapid establishment (Flores, 2007). *Quercus coccolobifolia* is also a pioneer species; it is established in clearings and, although its altitudinal distribution is lower than that of *Q. resinosa*, it is abundant (55 trees ha⁻¹) in the area of the MSRR. Flores (2007) carried out an analysis of the dynamics of holm oaks in various sites of *Sierras Madre Oriental and Occidental* in different types of cover, altitude and degree of disturbance; the author held that, in the natural succession, *Quercus resinosa* and *Q. coccolobifolia* are replaced by intermediate species (*Q. rugosa*, *Q. obtusata* and *Q. crassifolia*), and these, in turn, are replaced by late species (*Q. laurina* and *Q. uxoris*); furthermore, their distribution pattern depends on the height. Equally, *Quercus coccolobifolia* is classified as a pioneer taxon due to its short stature and to the small size of its acorns, which allows it to have a greater dispersion in open areas (Castillo *et al.*, 2008).

Colonizing species have larger, thicker leaves and are less tolerant to the shade than other smaller, thin-leaved taxa (Castillo *et al.*, 2008). Specifically in the *Sierra de Quila*,

fuego y el aumento de la temperatura del suelo estimula en algunas especies su capacidad de rebrotamiento, tal como sucede en *Quercus resinosa*, lo cual evidencia su gran capacidad adaptativa a este tipo de disturbio (Arias *et al.*, 2009).

En relación con su distribución altitudinal y ecología en la Sierra Madre Occidental (SMOC): *Quercus resinosa* ha sido clasificada como especie pionera, debido a sus hojas coriáceas, rígidas, gruesas y deciduas, que le confieren resistencia ante la evapotranspiración; asimismo su porte bajo le permite el rápido establecimiento (Flores, 2007). *Quercus coccolobifolia*, también es pionera, se establece en claros y aunque su distribución altitudinal es inferior a la de *Q. resinosa*, en la zona de la MRSR, es abundante (55 árboles ha⁻¹). Flores (2007) efectuó un análisis sobre la dinámica de encinos en diferentes sitios de las sierras Madre Oriental y Occidental en diferentes tipos de cobertura, altitud y grado de disturbio; el autor sustentó que en la sucesión natural de *Quercus resinosa* y *Q. coccolobifolia* se reemplazan por especies intermedias (*Q. rugosa*, *Q. obtusata* y *Q. crassifolia*), y estas, a su vez, por las tardías (*Q. laurina* y *Q. uxoris*); asimismo el patrón de distribución que conllevan depende de la altura. Igualmente *Quercus coccolobifolia* se clasifica como un taxon pionero por su porte bajo y tamaño pequeño de bellota, el cual le facilita tener una mayor dispersión en las áreas abiertas (Castillo *et al.*, 2008).

Las especies colonizadoras presentan hojas más grandes, gruesas y son más intolerantes a la sombra, que otros taxa de hojas delgadas y de tamaño pequeño (Castillo *et al.*, 2008). En específico para la Sierra de Quila, Guerrero y López (1997) distinguen la distribución de los encinos en dos estratos: el primero, donde los de hojas duras y coriáceas se ubican a menores altitudes y baja humedad (*Quercus resinosa* y *Q. magnoliifolia*); el segundo, en el cual los encinos de hojas pequeñas y delgadas se distribuyen en los lugares altos (*Q. crassifolia* y *Q. candicans*).

En el área de estudio, el grupo de otras hojosas tampoco tuvo diferencias significativas, por su baja frecuencia en los sitios (5.8-5.2 %) (Cuadro 5). Los taxa pertenecientes a la familia Ericaceas: *Arbutus xalapensis* Kunth, *A. glandulosa* M. Martens & Galeotti, son susceptibles a las plantas de la familia Loranthaceae que afecta su crecimiento o causa su muerte (González, 1990). Guerrero y López (1997) especifican que *Comarostaphylis glaucescens* (Kunth) Zucc. ex Klotzsch suele desarrollarse en claros erosionados o al lado de los caminos.



Guerrero and López (1997) distinguish two strata in holm oak distribution: in the first, trees with hard, coriaceous leaves (*Quercus resinosa* and *Q. magnoliifolia*) are located at lower altitudes and low humidity; in the second, holm oaks with smaller, thin leaves (*Q. crassifolia* and *Q. candicans*) are distributed at high altitudes.

In the study area, the group of other leafy species showed no significant differences, due to their low frequency in the sites (5.8-5.2 %) (Table 5). The taxa belonging to the Ericaceae family (*Arbutus xalapensis* Kunth and *A. glandulosa* M. Martens & Galeotti) are susceptible to plants of the Loranthaceae family; this susceptibility affects their growth or causes their death (González, 1990). Guerrero and López (1997) specify that *Comarostaphylis glaucescens* (Kunth) Zucc. ex Klotzsch usually develops in eroded clearings or next to roads.

Tree mortality and recruitment. 121 trees died during the 2002-2010 period, averaging 15 trees per year; during the same period 82 trees (i.e. an average of 10 trees per year) were recruited. The annual mortality rate was 1.75 %, and the annual recruitment rate, 1.08 %. This value is expressed in the amount of dead and recruited individuals per hectare (78 and 53, respectively) (Table 6).

The average life span of the forest is 45.4 years, enough time for the population to be reduced to half its size, with the current mortality rate. The duplication time was estimated to be 74 years (Table 6). Ramírez *et al.* (2002) analyzed the mortality and recruitment of trees in six plots without disturbances of a cloudy forest in Venezuela; although different average life spans were projected for each plot, an overall average of 43.21 years was estimated. The *Fontes do Ipiranga* state park estimates the average life span of the forest to be 41.23 years, and the duplication time, 20.39 years; this is because the mortality rate for the entire population is 1.67 year⁻¹, and the recruitment year is 3.47 % year⁻¹ (Gomes *et al.*, 2003). In this region of Brazil, the succession of species that are tolerant to the shade is rapid, and the death of dominant trees opens spaces in the canopy where other woody species regenerate immediately (Gomes *et al.*, 2003).

The exponential mortality and recruitment coefficients were very similar to the mortality and recruitment rates, of which the former was 1.77 %, and the latter, 1.07 %; these figures were compared to studies carried out in forest ecosystems with conservation or management purposes or with some degree of disturbance. The estimated annual mortality and recruitment rates in a mature primary tropical forest were very similar to those obtained in the present research: 1.39 % year⁻¹ and 1.2 % year⁻¹, respectively (Quinto *et al.*, 2009).

In a cloudy forest of the Venezuelan Andes, Ramírez *et al.* (2002) estimated mortality and recruitment rates to be 1.59 and 1.65 % year⁻¹, respectively; these are within the normal

Cuadro 4. Análisis de varianza de parámetros dasométricos del grupo de encinos.

| | | DN (cm) | Altura (m) | Área basal (m ²) |
|--------------------|----------------------|---------|------------|------------------------------|
| Varianza | 2002 | 122.565 | 18.620 | 0.0030 |
| | 2010 | 127.763 | 22.066 | 0.0029 |
| Grados de libertad | Entre grupos | 1 | 1 | 1 |
| | Dentro de los grupos | 875 | 875 | 875 |
| | F | 0.4168 | 1.2074 | 0.2377 |
| | Probabilidad | 0.5187 | 0.2722 | 0.6260 |
| | Valor crítico para F | 2.7113 | 2.7113 | 2.7113 |
| | H ₀ | Acepta | Acepta | Acepta |

Table 4. Variance analysis of dasometric parameters of the holm oak group.

| | | ND (cm) | Height (m) | Baseline area (m ²) |
|--------------------|------------------|---------|------------|---------------------------------|
| Variance | 2002 | 122.565 | 18.620 | 0.0030 |
| | 2010 | 127.763 | 22.066 | 0.0029 |
| Degrees of freedom | Between groups | 1 | 1 | 1 |
| | Within groups | 875 | 875 | 875 |
| | F | 0.4168 | 1.2074 | 0.2377 |
| | Probability | 0.5187 | 0.2722 | 0.6260 |
| | Critical value F | 2.7113 | 2.7113 | 2.7113 |
| | H ₀ | Accepts | Accepts | Accepts |

Cuadro 5. Análisis de varianza de parámetros dasométricos del grupo de otras hojosas.

| | | DN (cm) | Altura (m) | Área basal (m ²) |
|--------------------|----------------------|---------|------------|------------------------------|
| Varianza | 2002 | 113.924 | 15.362 | 0.0025 |
| | 2010 | 175.085 | 18.804 | 0.0048 |
| Grados de libertad | Entre grupos | 1 | 1 | 1 |
| | Dentro de los grupos | 99 | 99 | 99 |
| | F | 0.0001 | 0.3561 | 0.1595 |
| | Probabilidad | 0.9921 | 0.5520 | 0.6905 |
| | Valor crítico para F | 2.7569 | 2.7569 | 2.7569 |
| | H ₀ | Acepta | Acepta | Acepta |

Mortalidad de árboles y reclutamiento. En el periodo 2002-2010 murieron 121 árboles, con un promedio anual de 15; el reclutamiento en el mismo lapso correspondió a 82, para un promedio de 10 por año. La tasa de mortalidad fue de 1.75 % año⁻¹ y la de reclutamiento 1.08 % año⁻¹; este valor se expresa en la cantidad de individuos por hectárea muertos y reclutados (78 y 53) (Cuadro 6).

values for mature forests exposed to slight natural disturbances. However, the same author points out that further studies of the causes of mortality must be carried out before these estimations can be weighted; the rates will be higher or lower depending on whether the causes are induced or natural. In two permanent monitoring plots in a mature forest with no anthropic affectations, Londoño and Jiménez (1999) register annual mortality and recruitment rates below those documented herein.

Table 5. Variance analysis of dasometric parameters of the other leafy group.

| | | ND (cm) | Height (m) | Baseline area (m ²) |
|--------------------|----------------------|---------|------------|---------------------------------|
| Variance | 2002 | 113.924 | 15.362 | 0.0025 |
| | 2010 | 175.085 | 18.804 | 0.0048 |
| Degrees of freedom | Between groups | 1 | 1 | 1 |
| | Within groups | 99 | 99 | 99 |
| | F | 0.0001 | 0.3561 | 0.1595 |
| | Probability | 0.9921 | 0.5520 | 0.6905 |
| | Critical value for F | 2.7569 | 2.7569 | 2.7569 |
| | H ₀ | Accepts | Accepts | Accepts |

La vida media del bosque es de 45.4 años, tiempo para que la población, con la tasa de mortalidad actual, se reduzca a la mitad; el tiempo de duplicación se calculó en 74 años (Cuadro 6). Ramírez *et al.* (2002) analizaron la mortalidad y reclutamiento de árboles en seis parcelas sin disturbio de un bosque nublado de Venezuela, a pesar de que la estimación de vida media proyectada para cada parcela varió, dedujeron un promedio de 43.21 años. En el parque estatal *Fontes do Ipiranga* se registran 41.23 años como vida media del bosque y la de duplicación en 20.39 años, esto debido a que las tasas demográficas para el total de la población son de 1.67 % año⁻¹ para la mortalidad y la de reclutamiento 3.47 % año⁻¹ (Gomes *et al.*, 2003). En esa región de Brasil, la sucesión de especies tolerantes a la sombra es rápida y la muerte de árboles dominantes abren espacios del dosel donde otras especies leñosas se regeneran de inmediato (Gomes *et al.*, 2003).

Los valores de los coeficientes de mortalidad y reclutamiento exponencial fueron muy similares a los de las tasas; el primero fue 1.77 % y el segundo 1.07 %; cifras que se compararon con estudios efectuados en ecosistemas forestales con fines de conservación, manejo o bien con algún grado de disturbio. Al respecto, las tasas anuales de mortalidad y reclutamiento estimadas, en un bosque primario tropical maduro, fueron muy similares a las de la presente investigación: 1.39 % año⁻¹ y 1.2 % año⁻¹ (Quinto *et al.*, 2009).

Ramírez *et al.* (2002) obtuvieron, en un bosque nublado de los andes venezolanos, tasas de 1.59 y 1.65 % año⁻¹ de mortandad y reclutamiento, los cuales están dentro de lo normal para bosques maduros expuestos a pequeños disturbios naturales. Sin embargo, el mismo autor señala que para ponderar estas estimaciones es necesario realizar más estudios sobre las causas de mortalidad; si son inducidas o naturales dependerá que la tasa sea alta o baja. En dos parcelas permanentes de monitoreo en un bosque maduro sin afectaciones antrópicas, Londoño y Jiménez (1999) consignan tasas anuales de mortalidad y reclutamiento inferiores a las aquí documentadas.

In productive forests, mortality related to forestry management is on the rise, as Aguilar *et al.* (2006) list managed plots with mortality rates between 0.72 and 5.02 % year⁻¹ and recruitment rates between 0.01 and 3.45 % year⁻¹, while the mortality rates for unmanaged plots were 0.25 to 2.62 % year⁻¹, and the recruitment rates, 0.62 to 1.98 year⁻¹. Lugo and Scatena (1996) point out that an annual mortality rate below 5 % is considered to be natural or intrinsic because of its low intensity; annual percentages above 5 % are regarded as catastrophic.

The diameter distribution of dead (121) and recruited (82) trees are grouped into classes with a ND of 5 cm (Figure 2). The highest mortality occurred in the 10 diameter class, with 53 dead individuals (43.8 %) due to a natural thinning process (Carey *et al.* 1994; Lugo and Scatena 1996); Smith *et al.* (2005) mention the stand density as a cause of mortality in mixed conifer forests.

50 % of the recruited trees (41 individuals) were incorporated to the 10 cm diametric class, as in 2002 these trees were about to effect this change (Figure 2); on the other hand, the 5 cm class followed the opposite pattern, i.e. the number of dead individuals was lower than that of the recruited individuals; the former were broadleaves, including *Quercus resinosa*, *Arbutus glandulosa* and *A. xalapensis* (dead standing), while the recruited trees included *Quercus resinosa* (15) and *Q. coccolobifolia* (3); other leafy species: *Clethra hartwegii* Britton (4) and *Arbutus xalapensis* (2); and pines, *Pinus lumholtzii* (2) and *P. devoniana* (1).

This evidences a low regeneration of pines and a higher regeneration of holm oaks, of which the most abundant species was *Q. resinosa*. This succession agrees with the results found by Jardel *et al.* (2004), according to whom the holm oaks and arbutus trees show an intermediate tolerance to shade, develop in the undergrowth and reach up to the canopy, and their density increases in the absence of disturbances. However, pines have higher light requirements and are favored by fires that open up clearings in the canopy.

Cuadro 6. Mortalidad y reclutamiento de árboles del bosque templado de la microcuenca del río Santa Rosa, en el período 2002-2010.

| Variable | Total |
|--|-------|
| Número total de árboles ha ⁻¹ en 2002 | 592 |
| Número total de árboles ha ⁻¹ en 2010 | 567 |
| Número de árboles muertos ha ⁻¹ | 78 |
| Número de árboles reclutados ha ⁻¹ | 53 |
| Número de árboles sobrevivientes ha ⁻¹ | 514 |
| Número de árboles ha ⁻¹ inicialmente inventariados más los reclutas | 625 |
| Tiempo de medición (años) | 8 |
| Coefficiente de mortalidad exponencial | 1.77 |
| Tasa anual de mortalidad (% año ⁻¹) | 1.75 |
| Coefficiente de reclutamiento exponencial | 1.07 |
| Tasa anual de reclutamiento (% año ⁻¹) | 1.08 |
| Vida media del bosque (años) | 45.4 |
| Tiempo de duplicación (años) | 74.0 |

Table 6. Tree mortality and recruitment in the temperate forest of the microbasin of the *Santa Rosa* river, during the 2002-2010 period.

| Variable | Total |
|---|-------|
| Total number of trees ha ⁻¹ in 2002 | 592 |
| Total number of trees ha ⁻¹ in 2010 | 567 |
| Number of dead trees ha ⁻¹ | 78 |
| Number of recruited trees ha ⁻¹ | 53 |
| Number of surviving trees ha ⁻¹ | 514 |
| Number of trees ha ⁻¹ initially inventoried plus recruited trees | 625 |
| Measurement period (years) | 8 |
| Exponential mortality rate | 1.77 |
| Annual mortality rate (% year ⁻¹) | 1.75 |
| Exponential recruitment rate | 1.07 |
| Annual recruitment rate (% year ⁻¹) | 1.08 |
| Average life span of the forest (years) | 45.4 |
| Duplication time (years) | 74.0 |

En bosques productivos, la mortalidad por manejo silvícola aumenta; tal como Aguilar *et al.* (2006) lo exponen para parcelas manejadas con tasa de mortalidad de 0.72 a 5.02 % año⁻¹ y tasa de reclutamiento de 0.01 a 3.45 % año⁻¹; mientras que aquellas sin manejo, registraron valores de 0.25 a 2.62 % año⁻¹ para la tasa de mortalidad; para la de reclutamiento de 0.62 a 1.98 % año⁻¹. Lugo y Scatena (1996) indican que una tasa anual de mortalidad menor a 5 % se considera como natural o intrínseca por su baja intensidad, si el porcentaje anual es superior, entonces es catastrófica.

A determining factor in the competition is tolerance to the shade; certain broadleaves are more tolerant than pines; for this reason, as the succession advances toward greater canopy coverage, the tendency is toward the replacement of pines by holm oaks (Oliver and Larson, 1990; Jardel *et al.*, 2004). This would not happen in the presence of large scale disturbances, as those which occur in the South American temperate forests, where species with little tolerance to shade seem to be dominant due to natural catastrophes such as floods, earthquakes, fires and landslides (Veblen, 2005).

La distribución diamétrica de los árboles muertos (121) y reclutados (82) se agrupan en clases de 5 cm de DN (Figura 2). En la clase diamétrica de 10 cm ocurrió la mayor mortalidad, con 53 individuos (43.8 %), lo cual se debe a un proceso natural de aclareo (Carey *et al.* 1994; Lugo y Scatena 1996); Smith *et al.* (2005) mencionan que en bosques mixtos de coníferas, la densidad del rodal es una causa de mortalidad.

De los árboles reclutados, 50 % (41 individuos) se incorporó a la clase diamétrica de 10 cm, ya que en 2002 estos árboles estaban próximos a efectuar dicho cambio (Figura 2); por otro lado, la clase correspondiente a 5 cm tuvo un patrón inverso; es decir, el número de individuos muertos fue menor que los reclutados; los primeros fueron latifoliadas como *Quercus resinosa*, *Arbutus glandulosa* y *A. xalapensis*, (muertos en pie); mientras que los árboles reclutados incluyen encinos: *Quercus resinosa* (15) y *Q. coccolobifolia* (3); otras hojosas: *Clethra hartwegii* Britton (4) y *Arbutus xalapensis* (2); y pinos, *Pinus lumholtzii* (2) y *P. devoniana* (1). Lo anterior evidencia una regeneración baja en pinos y mayor en encinos; en particular, la especie más abundante fue *Q. resinosa*. Sucesión que concuerda con lo que refieren Jardel *et al.* (2004), quienes consignan que los encinos y los madroños presentan tolerancia intermedia a la sombra, se desarrollan en el sotobosque, alcanzan el dosel y su densidad aumenta cuando no existen disturbios; sin embargo, los pinos que tienen requerimientos más altos de luz, los favorecen los incendios que abren claros en el dosel.

Un factor determinante en la competencia es la tolerancia a la sombra, ya que algunas latifoliadas son más tolerantes que los pinos, por lo que la tendencia, conforme la sucesión avanza en condiciones de mayor cobertura de dosel sería de pino a encino (Oliver y Larson, 1990; Jardel *et al.*, 2004). Esto no sucedería en presencia de disturbios de gran escala, como ocurre en los bosques templados de Sudamérica; que al tener catástrofes naturales, como inundaciones, terremotos, incendios y deslaves las especies intolerantes a la sombra tienden a dominar (Veblen, 2005).

El porcentaje más alto (48.8 %) de los árboles muertos se concentró en tres sitios: 47, 52 y 59, los cuales registraron una tasa anual de mortalidad de 6.3, 7.1 y 10.4 % año⁻¹, respectivamente (Figura 3). El código de mortalidad en esos sitios fueron: árboles muertos cortados, con 64.4 % (MC), sin rastro aparente con 20.3 % (M?); en pie, con 8.5 % (MP); y derribados, con 6.8 % (MD) (Figura 3); en el resto de los sitios la tasa de mortalidad varió de 0 a 2.5 % año⁻¹. Las causas de mortandad en esos sitios fueron MP (50 %), MD (21 %), M? (16.1 %) y MC (12.9 %). Cabe destacar que de excluir los porcentajes obtenidos del cálculo de las tasas demográficas de los sitios de muestreo 47, 52 y 59; el valor para la tasa anual de mortalidad disminuiría en 1.03 % año⁻¹; y para la de reclutamiento sería 0.95 % año⁻¹. Por lo tanto, la incorporación sería superior a la mortandad, como se esperaría en bosques preservados con disturbios naturales, y

The highest percentage (48.8 %) of dead trees was concentrated in three sites: 47, 52 and 59, which had annual mortality rates of 6.3, 7.1 and 10.4 % year⁻¹, respectively (Figure 3). The mortality code in these sites was: cut dead trees, with 64.4 % (CD), trees dead with no apparent traces, with 20.3 % (D?); dead standing trees, with 8.5 % (DS), and felled trees, with 6.8 % (FD) (Figure 3); in the rest of the sites, the mortality rates ranged between 0 and 2.5 % year⁻¹. The causes of mortality in these sites were DS (50 %), FD (21 %), D? (16.1 %) and CD (12.9 %). It should be noted that if the percentages obtained from the calculation of the demographic rates of sampling sites 47, 52 and 59 were to be excluded, the value of the annual mortality rate would decrease by 1.03 % year⁻¹, and the annual recruitment rate would be 0.95 % year⁻¹. Therefore, the incorporation rate would be above the mortality rate, as is to be expected in preserved forests with natural disturbances; it would also indicate a status of stability in their dynamics. According to these demographic values, the average life span of the forest would be 66.4 years, and the duplication time, 71.3 years.

The cut dead trees and dead trees with no apparent traces were related to certain phytosanitary management actions between the years 2002 and 2007. The intervention areas included the sampling sites 47, 52 and 59, which concentrated the highest percentage of cut dead trees. Sanitary prunings were performed due to the presence of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins, whose hosts are *Pinus douglasiana*, *P. oocarpa*, *P. devoniana* and *P. lumholtzii*; other species may have been affected by direct or indirect damages associated to management activities (Comité Regional de la Sierra de Quila, 2007).

The most frequent dead tree species in all the study area were the following, in descending order: *Pinus lumholtzii* (40.5 %), *Quercus resinosa* (20.7 %), *Q. coccolobifolia* (10.7 %), *P. douglasiana* (9.1 %), *Arbutus xalapensis* (6.6 %), *A. glandulosa* (3.3 %), *Crataegus pubescens* (3.3 %) and *Q. castanea* (2.5 %), as well as *Clethra hartwegii*, *P. montezumae*, *P. oocarpa*, *Prunus serotina* and *Q. candicans*, with a rate of 0.8 % each.

The highest mortality rate registered was 38 %, for cut dead trees (46 individuals), followed by 29.8 % for dead standing trees (36); 18.2 % for trees dead with no apparent traces (22), and 14 % for felled dead trees (17) (Figure 4).

According to Carey *et al.* (1994), the explanation for tree mortality is complex, as it involves a broad combination of factors, many of which are difficult to identify. Certain authors like Lugo and Scatena (1996) suggest that in most trees of the higher diametric classes and greater heights a senescence process is produced by endogenous factors, such as genetics and age, as this occurs only in older trees.

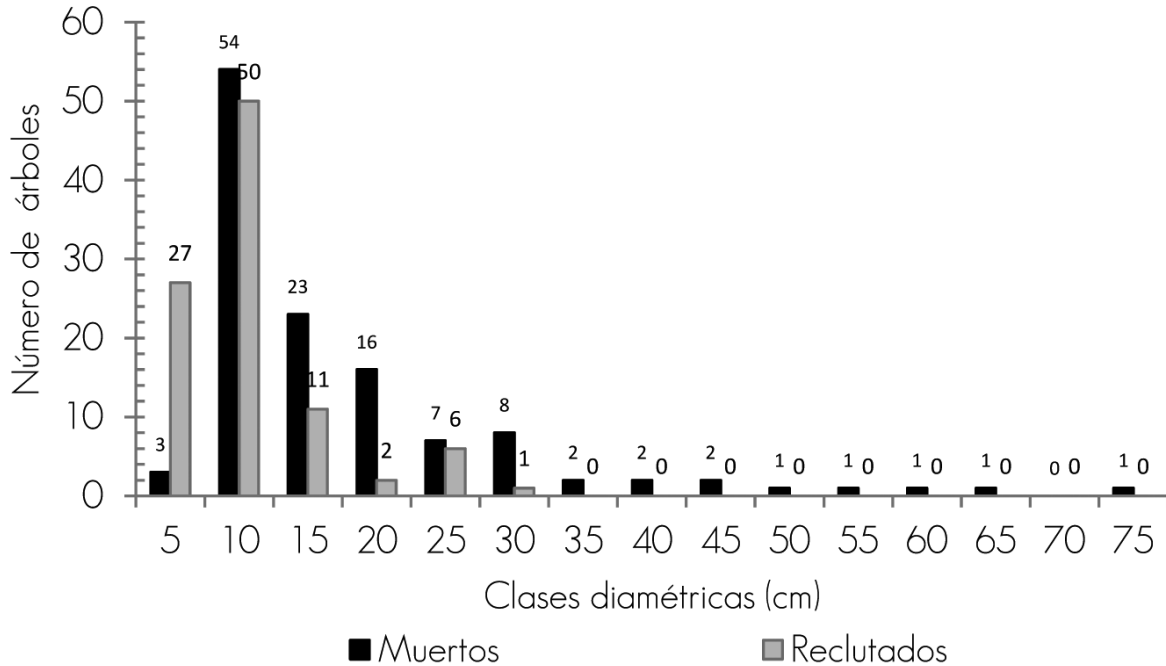


Figura 2. Distribución diamétrica del árboles muertos y reclutados.
Figure 2. Diametric distribution of dead and recruited trees.

denotaría un estado de estabilidad en su dinámica. De acuerdo a estos valores demográficos, la vida media del bosque sería de 66.4 años y el tiempo de duplicación de 71.3 años.

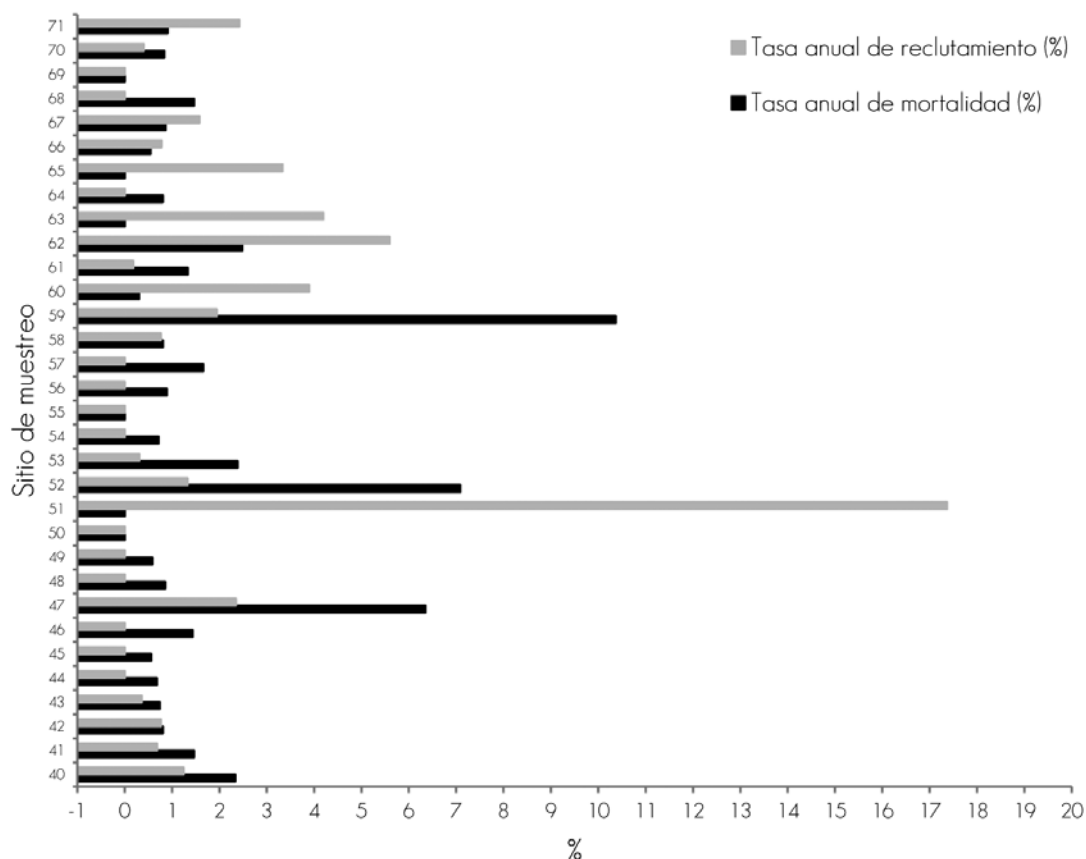
Al respecto, los árboles muertos cortados y sin rastro aparente se vincularon con algunas acciones de manejo fitosanitario entre el año 2002 y el 2007. Las áreas de intervención incluyeron el espacio de los sitios de muestreo 47, 52 y 59, los cuales concentraron el porcentaje más alto de árboles cortados. Las cortas de saneamiento se hicieron por la presencia del descortezador *Dendroctonus mexicanus* Hopkins; cuyos hospederos son *Pinus douglasiana*, *P. oocarpa*, *P. devoniana* y *P. lumholtzii*, otras especies pudieron haber sido afectadas por daños directos o indirectos asociados a las mismas actividades de manejo (Comité Regional de la Sierra de Quila, 2007).

Las especies de árboles muertos de mayor frecuencia en toda el área de estudio fueron, en orden descendente: *Pinus lumholtzii* (40.5 %), *Quercus resinosa* (20.7 %), *Q. coccolobifolia* (10.7 %), *P. douglasiana* (9.1 %), *Arbutus xalapensis* (6.6 %), *A. glandulosa* (3.3 %), *Crataegus pubescens* (3.3 %), *Q. castanea* (2.5 %), así como *Clethra hartwegii*, *P. montezumae*, *P. oocarpa*, *Prunus serotina*, *Q. candicans* con 0.8 % para cada una.

Carey *et al.* (1994) agree when trees die standing and show no increase previous to their decay, this is due to such intrinsic variables as weakening due to disease or environmental stress (competition, lack of nutrients, drought). These individuals of the larger classes also fall frequently, which may result in the immediate death of other adjoining trees of smaller size. Therefore, two mortality types may be distinguished: mortality caused by human actions and natural or intrinsic mortality.

Sanitary prunings include cut dead trees and trees dead with no apparent traces, two categories that stand out by the number of their individuals; the most abundant species of CD trees are *P. lumholtzii* and *Q. resinosa*, with 19 and 13 individuals, respectively, and those of D? trees are *P. lumholtzii* (13 trees) and *Q. coccolobifolia* (4 trees). In general, cut dead trees and trees dead with no apparent trace had average diameters of 20.8 and 16.4 cm and average heights of 12.3 and 10.7 m. In relation to the conditions whose origin is due to natural or intrinsic factors, species with a high number of felled dead trees were *P. lumholtzii* and *P. douglasiana*, with 9 and 4 trees, respectively, and those with the largest number of standing dead trees were *Q. resinosa* and *P. lumholtzii*, with 13 and 8 individuals. The sad pine (*Pinus lumholtzii*) registered a higher mortality and a lower regeneration (Table 7).





Tasa anual de reclutamiento (%) = Annual recruitment rate (%); Tasa anual de mortalidad (%) = Annual mortality rate (%).

Figura 3. Valor porcentual de las tasas demográficas por sitio de muestreo.
 Figure 3. Demographic rates by sampling site, expressed as percentages.

El registro de mortandad con porcentaje más alto correspondió al de muerto cortado con 38 (46 árboles), seguido de muertos en pie, con 29.8 % (36 individuos); muerto sin rastro aparente, con 18.2 % (22); y muerto derribado con 14 % (17) (Figura 4).

De acuerdo con Carey *et al.* (1994), la forma de explicar la mortandad de los árboles es compleja, pues intervienen una extensa combinación de elementos, muchos de ellos difíciles de identificar. Algunos autores como Lugo y Scatena (1996) sugieren que en la mayoría de los árboles de clases diamétricas y alturas superiores ocurre una senescencia producida por factores endógenos, como la genética y la edad.



The most frequently recruited species were, in descending order: *Quercus resinosa* (43.9 %), *Pinus devoniana* (15.9 %), *P. douglasiana* (11 %), *P. lumholtzii* (9.8 %), *Q. coccolobifolia* (6.1 %), *Clethra hartwegii* (4.9 %) and *P. oocarpa* (2.4 %). A total of 53 trees ha⁻¹ were estimated to have been recruited, with an annual average of 7 trees ha⁻¹, which together add up to an increase of 0.549 m² ha⁻¹ in the baseline area (Table 8).

Some of the causes of a greater or lower dominance of the recruited species have been quoted by González (1986), according to whom, like in other regions of Jalisco, where holm oak species are dominant in the canopy, in mixed pine and holm oak or holm oak forests, *Quercus resinosa* is one of the most characteristic and widespread species throughout the state, and it can dominate at altitudes between 1 300 and 2 500 m, generally in dryer habitats. According to Villavicencio (2004) and Santiago and Villavicencio (2007), *Quercus resinosa* is dominant in the Protected Areas of both *Sierra de Quila* and *La Primavera*, due to its sexual reproductive strategy through stump and root resprouting, which favors the frequency and high density of its seedlings. Conversely, *Quercus coccolobifolia*,

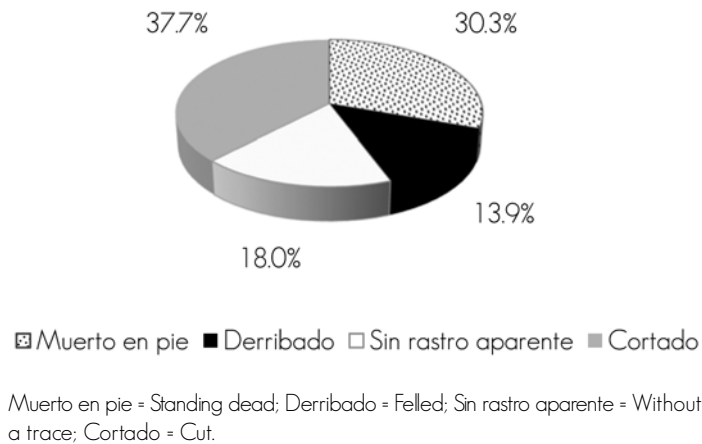


Figura 4. Tipo de muerte registrado durante las dos mediciones para el total de los árboles (2002-2010).

Figure 4. Type of death in record during the two measurements for the total number of trees (2002-2010).

Carey *et al.* (1994) coinciden en que los árboles que mueren en pie, y no muestran incremento anterior a su decaimiento responde a variables intrínsecas como debilitamiento por enfermedades, o estrés ambiental (competencia, falta de nutrientes, sequía). Estos individuos de grandes clases también caen con frecuencia, lo que puede derivar en la muerte inmediata de otros adyacentes de dimensiones menores. Por lo anterior, se distinguen dos grupos de mortandad: la ocasionada por acciones de origen humano, y la natural o intrínseca.

Las cortas de saneamiento incluyen el arbolado muerto cortado y muerto sin rastro aparente, categorías en las que sobresalen, por el número de individuos, las especies con mayor cantidad MC: *P. lumholtzii* y *Q. resinosa* con 19 y 13, respectivamente; y como M?, *P. lumholtzii* (13 árboles) y *Q. coccolobifolia* (cuatro árboles). En general, los árboles cortados y sin rastro aparente tuvieron promedios en diámetros de 20.8 y 16.4 cm y alturas promedio de 12.3 y 10.7 m. En relación con las condiciones cuyo origen se debe a factores naturales o intrínsecos, las especies con un alto número de árboles como muertos derribados fueron *P. lumholtzii* y *P. douglasiana* con 9 y 4, respectivamente; y como muertos en pie *Q. resinosa* y *P. lumholtzii*, con 13 y 8 individuos. El pino triste (*Pinus lumholtzii*) registró una mortandad superior, contrario a su regeneración (Cuadro 7).



Clethra hartwegii, *Arbutus xalapensis* and *Comarostaphylis glaucescens* are floral elements usually more restricted in their distribution, both in the area of this study and in those areas cited above.

Guerrero and López (1997) point out the species distribution in *Sierra de Quila*: *Q. coccolobifolia* occurs mainly at an altitude between 1 850 and 2 000 m, and it is referred to as scarce; *C. hartwegii* is scarce in narrow valleys and humid areas; *A. xalapensis* is more characteristic in sites above 2 100 m, and *C. glaucescens* is considered to be part of the group of secondary shrubs typical of eroded soils and the edges of roads.

For their part, Villavicencio *et al.* (2012) have registered that the average seedlings of tree species in *Sierra de Quila* varies between fragments of different types of forests (i.e. between open and closed cover densities), as well as in size (10-50 and > 50 has); the present research confirmed the existence of a similar behavior pattern to that registered with higher recruitment rates. When the taxa common to both studies were compared, it was observed that *Q. resinosa* is abundant under any conditions (fragment size and cover density), while *C. hartwegii* is scarce and occurs mainly on narrow valleys, and *A. xalapensis* is found in a larger proportion in open forests of over 50 has. In this regard, Figueroa and Olvera (2000) make reference to the behavior of regeneration patterns in mixed holm oak forests of the *Manantlán Sierra*, which showed an association to such local habitat conditions as exposure, altitude, topography, type of canopy and intensity of grazing, as the main variables that account for the differences in species compositions among seedling associations.

Cuadro 7. Datos descriptivos de árboles por código de mortandad y especie.
 Table 7. Descriptive data of trees by mortality code and species.

| Muerto cortado | N | N (%) | d (cm) | \bar{h} (m) | g (m ²) |
|---|----|-------|--------|---------------|---------------------|
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth | 1 | 2.2 | 11.5 | 6.0 | 0.010 |
| <i>Crataegus pubescens</i> (Kunth) Steud. | 4 | 8.7 | 14.5 | 5.3 | 0.078 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 2 | 4.3 | 15.8 | 13.5 | 0.041 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 19 | 41.3 | 25.6 | 14.7 | 1.279 |
| <i>Prunus serotina</i> Ehrh | 1 | 2.2 | 7.9 | 8.0 | 0.005 |
| <i>Quercus candicans</i> Née | 1 | 2.2 | 10.5 | 6.3 | 0.009 |
| <i>Quercus castanea</i> Née | 2 | 4.3 | 48.8 | 18.0 | 0.499 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> Trel. | 3 | 6.5 | 15.0 | 8.8 | 0.059 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 13 | 28.3 | 16.0 | 11.8 | 0.308 |
| Total | 46 | 100 | 20.8 | 12.3 | 2.287 |
| Muerto sin rastro aparente | | | | | |
| <i>Arbutus glandulosa</i> M. Martens & Galeotti | 1 | 4.5 | 9.0 | 5.5 | 0.006 |
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth | 1 | 4.5 | 15.3 | 5.5 | 0.018 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 1 | 4.5 | 29.5 | 11.5 | 0.068 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 13 | 59.1 | 17.4 | 13.0 | 0.398 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> Trel. | 4 | 18.2 | 14.5 | 6.4 | 0.090 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 2 | 9.1 | 11.9 | 9.0 | 0.023 |
| Total | 22 | 100 | 16.4 | 10.7 | 0.604 |
| Muerto derribado | | | | | |
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth | 1 | 5.9 | 20.0 | 5.0 | 0.031 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 4 | 23.5 | 33.0 | 17.5 | 0.451 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 9 | 52.9 | 17.4 | 12.9 | 0.263 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> Trel. | 1 | 5.9 | 61.0 | 14.0 | 0.292 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 2 | 11.8 | 15.5 | 11.6 | 0.047 |
| Total | 17 | 100 | 23.6 | 13.4 | 1.085 |
| Muerto en pie | | | | | |
| <i>Arbutus glandulosa</i> M. Martens & Galeotti | 3 | 7.7 | 10.4 | 6.3 | 0.027 |
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth | 5 | 12.8 | 14.9 | 8.0 | 0.103 |
| <i>Clethra hartwegii</i> Britton | 1 | 2.6 | 20.0 | 12.0 | 0.031 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 4 | 10.3 | 12.0 | 9.8 | 0.047 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 8 | 20.5 | 10.8 | 10.3 | 0.076 |
| <i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl. | 1 | 2.6 | 11.5 | 8.5 | 0.010 |
| <i>Quercus castanea</i> Née | 1 | 2.6 | 10.0 | 5.5 | 0.008 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> | 3 | 7.7 | 15.0 | 8.8 | 0.059 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 13 | 33.3 | 16.0 | 11.8 | 0.308 |
| Total | 39 | 100 | 13.7 | 9.9 | 0.670 |

Las especies reclutadas con frecuencia más alta fueron, en orden descendente: *Quercus resinosa* (43.9 %), *Pinus devoniana* (15.9 %), *P. douglasiana* (11 %), *P. lumholtzii* (9.8 %), *Q. coccolobifolia* (6.1 %), *Clethra hartwegii* (4.9 %) y *P. oocarpa* (2.4 %). En total se calcularon 53 árboles ha^{-1} reclutados, con un promedio anual de 7 árboles ha^{-1} , que en su conjunto suman un incremento en el área basal de $0.549 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Cuadro 8).

Algunas de las causas por las que las especies de reclutamiento responden a una mayor o menor dominancia han sido citadas por González (1986), quien menciona que al igual que en otras regiones de Jalisco, donde las especies de encino son las dominantes del dosel, en bosques mixtos de pino y encino o encino, *Quercus resinosa* es una de las más características y extendidas en el estado y puede dominar desde los 1 300 hasta los 2 500 m de altitud, generalmente, en hábitats más secos. De acuerdo a Villavicencio (2004) y Santiago y Villavicencio (2007), *Quercus resinosa* es dominante tanto en el APFF Sierra de Quila como La Primavera, por su estrategia reproductiva asexual mediante rebrotes en los tocones o bien de raíz, que favorecen su alta frecuencia y densidad de plántulas. Por el contrario, *Quercus coccolobifolia*, *Clethra hartwegii*, *Arbutus xalapensis* y *Comarostaphylis glaucescens* suelen ser elementos florísticos más restringidos en su distribución, tanto en este estudio como en las áreas antes citadas.

Guerrero y López (1997) señalan la distribución de las especies en Sierra de Quila: *Q. coccolobifolia* es preferente en la cota de altitud de 1 850 a 2 000 m, y la refieren como poco abundante; *C. hartwegii* es un elemento escaso dentro de cañadas en zonas húmedas; *A. xalapensis* es más característico en sitios por arriba de los 2 100 m; y *C. glaucescens* se considera como parte del conjunto de arbustos secundarios típicos de suelos erosionados y las márgenes de los caminos.

Por su parte, Villavicencio *et al.* (2012) registraron que el promedio de plántulas de especies arbóreas en Sierra de Quila varía entre fragmentos de bosque de diferente tipo (densidad de cobertura abierta y cerrada) y tamaño (10-50 y > 50 ha), en los cuales se confirma un patrón similar al comportamiento de las registradas con mayor reclutamiento en este trabajo. Al comparar los taxa comunes en ambos estudios se observó que *Q. resinosa* es abundante en cualquier condición (tamaño de fragmento y densidad de cobertura), *C. hartwegii* es escasa y ocurre principalmente sobre las cañadas, y *A. xalapensis* se encuentra en mayor proporción en bosques abiertos y mayores a 50 ha. Al respecto, Figueroa y Olvera (2000) hacen referencia al comportamiento en patrones de regeneración en bosques mixtos de encino de la Sierra de Manantlán, los cuales mostraron asociación con las condiciones de hábitat locales como exposición, altitud, topografía, tipo de dosel e intensidad de pastoreo, como las principales variables que explican las diferencias en composición de especies entre las asociaciones de plántulas.

Olvera *et al.* (2010) observed an environmental differentiation in the distribution of holm oak species in relation to similar ecological requirements in gradients of humidity area (xeric to humid), altitude and heterogeneity of the microhabitat, as well as topographic position and canopy maturity.


CONCLUSIONS

The 2002 inventory identified 17 species distributed in six families and eight genera; in 2010 the number of species was reduced to 16; furthermore, the tree density decreased by 4.2 %; *Pinus lumholtzii*, *Quercus resinosa* and *Q. coccolobifolia* were the most abundant dead tree species, while the most frequently recruited species were *Quercus resinosa*, *Pinus devoniana* and *P. douglasiana*. The first of these is more tolerant to the shade and benefits from the canopy openness, which accounts for its high density and regeneration.

Despite the reduction in the population of the pine groups, these had statistically significant differences in diameter, height and baseline area; on the other hand, the holm oak population increased but presented no significant changes in the same parameters.

The balance of the population dynamics of the forest shows an imbalance that is reflected in the mortality and recruitment demographic rates (1.75 and 1.08 %, respectively).

The species with the largest number of recruited trees was *Quercus resinosa*, which registered a population increase of 2.8 % between 2002 and 2010; furthermore, 43.9 % of the incorporated trees belong to this species. The second most abundant population in the temperate forest was that of the sad pine (*Pinus lumholtzii*), which showed a population reduction that surpassed the number of trees recruited between 2002 and 2010.

The mortality codes make it possible to differentiate between natural and anthropic causes; in this sense, the 121 trees registered as dead were divided into two groups: those whose death was caused by anthropogenic factors, which agree with the codes of cut dead trees and trees dead with no apparent traces, and those that died of natural causes, which are classified as dead standing and felled. The causes of tree death respond to either exogenous or endogenous factors, originated in the environment or within the individuals. 



Olvera *et al.* (2010) distinguieron una diferenciación ambiental en la distribución de las especies de encino con relación a requerimientos ecológicos similares en gradientes de zona de humedad (xérico a húmeda), altitud y heterogeneidad del micro hábitat como posición topográfica y madurez del dosel.



Cuadro 8. Datos descriptivos del arbolado reclutado.
Table 8. Descriptive data of the recruited trees.

| Datos | N | N (%) | N ha ⁻¹ | g (m ² ha ⁻¹) |
|--|----|-------|--------------------|--------------------------------------|
| <i>Arbutus xalapensis</i> HBK. | 2 | 2.4 | 1 | 0.005 |
| <i>Comarostaphylis glaucescens</i> Zucc. | 1 | 1.2 | 1 | 0.003 |
| <i>Clethra hartwegii</i> Britton | 4 | 4.9 | 3 | 0.013 |
| <i>Pinus devoniana</i> Lindl. | 13 | 15.9 | 8 | 0.092 |
| <i>Pinus douglasiana</i> Martínez | 9 | 11 | 6 | 0.118 |
| <i>Pinus lumholtzii</i> Rob. & Fern. | 8 | 9.8 | 5 | 0.078 |
| <i>Pinus oocarpa</i> Scheide var. <i>oocarpa</i> | 2 | 2.4 | 1 | 0.016 |
| <i>Quercus coccolobifolia</i> Trel. | 5 | 6.1 | 3 | 0.047 |
| <i>Quercus resinosa</i> Liebm. | 36 | 43.9 | 23 | 0.164 |
| Total | 82 | 100 | 53 | 0.549 |

CONCLUSIONES

En el inventario de 2002 se identificaron 17 especies distribuidas en seis familias y ocho géneros; en 2010 disminuyó a 16 especies; asimismo la densidad del arbolado se redujo en 4.2 %, la mayor abundancia de árboles muertos se presentan en *Pinus lumholtzii*, *Quercus resinosa* y *Q. coccolobifolia*, mientras que las especies reclutadas de mayor frecuencia corresponden a *Quercus resinosa*, *Pinus devoniana* y *P. douglasiana*, la primera de estas, es una especie más tolerante a la sombra y se beneficia de la apertura del dosel, lo que explica su elevada densidad y regeneración.

A pesar del descenso poblacional del grupo de pinos tuvieron diferencias estadísticamente significativas en el diámetro, altura y área basal; en contraste con los encinos, la población aumentó, sin embargo no presentaron cambios significativos sobre los mismos parámetros.

El balance de la dinámica poblacional del bosque muestra un desequilibrio, que se refleja en las tasas demográficas de mortalidad (1.75 %) y reclutamiento (1.08 %).

La especie con mayor número de árboles reclutados fue *Quercus resinosa*, la cual registró un aumento poblacional de 2.8 % entre 2002 y 2010, además 43.9 % de los árboles incorporados pertenecen a este taxon. En contraste, entre la población más abundante en el bosque templado, la segunda instancia la ocupó el pino triste (*Pinus lumholtzii*),

ACKNOWLEDGMENTS

This project was financed by the Universidad de Guadalajara (P3E2010 - 107971 y P3E2011 - 123405). We wish to express our gratitude to the Comité Regional de Protección, Promoción y Fomento de los Recursos Naturales de la Sierra de Quila, A. C., for the facilities provided for this study; to all the members of the Regional Committee for their support during the in-field samplings, and to the students of the Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agrícolas (CUCBA) of the Universidad de Guadalajara, who devoted their time and enthusiastic support to the remeasuring of the sites.

End of the English version



el cual evidenció un decremento poblacional mayor que sus árboles reclutados entre 2002 y 2010.

Los códigos de mortandad permiten diferenciar causas generadas de forma natural, de las antrópicas; en este sentido, los 121 árboles registrados como muertos se dividieron en dos grupos: los originados por factores antropogénicos, que coinciden con los códigos de muerto cortado y sin rastro aparente y los de origen natural, clasificados como: muertos en pie y derribados. Las causas que originaron su muerte correspondieron a factores exógenos y endógenos, del ambiente o de los mismos individuos. 🌳

AGRADECIMIENTOS

El proyecto fue financiado por la Universidad de Guadalajara (P3E2010 - 107971 y P3E2011 - 123405). Al Comité Regional de Protección, Promoción y Fomento de los Recursos Naturales de la Sierra de Quila, A. C. por las facilidades brindadas en la realización de este estudio. A todos los brigadistas del Comité Regional por los apoyos otorgados durante los muestreos de campo. Así como a los estudiantes del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, quienes otorgaron su tiempo y apoyaron con entusiasmo la remediación de los sitios.

REFERENCIAS

- Aguilar, M. y C. Reynel. 2011. Dinámica forestal y regeneración de un bosque montano nublado de la selva central del Perú. Asociación Peruana para la Promoción del Desarrollo Sostenible. Universidad Nacional Agraria. La Molina. Lima, Perú. 165 p.
- Aguilar, S., M. Mazá, A. Hernández y G. Cifuentes. 2006. Desarrollo de un sistema de parcelas forestales permanentes de muestreo en Guatemala. Ministerio de Agricultura Ganadería y Alimentación (MAGA). Guatemala, Guatemala. 146 p.
- Arias, J., A. Gallegos, R. Cabrera, D. Sánchez, G. González, J. Castañeda, y A. Mora. 2009. Respuesta de poda de brotes postincendio en *Quercus resinosa* Liebm. y *Q. viminea* Trel. (Fagaceae) en el Bosque La Primavera, Jalisco, México: Análisis preliminar. II Foro de Investigación y Conservación del "Bosque La Primavera". 5 - 6 de marzo de 2009. Zapopan, Jal. México. 10 p.
- Arriaga, L. 2000. Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 16(5):623-636.
- Bellingham, P., S. Wiser, D. Coomes and A. Dunningham. 2000. Review of permanent plots for long-term monitoring of New Zealand's indigenous forests. *Science for Conservation* 151. Department of Conservation. Wellington, New Zealand. 75 p.
- Bormann, F. H. and G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York, NY. USA. 253 p.
- Brassard, B. W. and H. Y. Chen. 2010. Stand structure and composition dynamics of boreal mixed wood forest: Implications for forest management. Sustainable Forest Management Network. Edmonton, AB, Canada. 19 p.
- Carey, E. V., S. Brown, A. J. Gillespie and A. E. Lugo. 1994. Tree mortality in lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica*, 26(3):255-265.
- Castillo L., P., J. A. Flores C., J. R. Aguirre R. and R. I. Yeaton H. 2008. Dinámica sucesional del encinar de la sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Madera y Bosques*. 14(1):21-35.
- Comité regional de la Sierra de Quila. 2007. Informe General de Saneamientos Forestales realizados dentro del área natural protegida "Sierra de Quila" Ciclo(s) 2002-2007. Comité Regional de Protección, Promoción y Fomento de los Recursos Naturales de la Sierra de Quila, A.C. Tecolotlán, Jal. México. 7 p.
- Figueroa R., B. L. y M. Olvera V. 2000. Regeneration patterns in relation to canopy species distribution and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research* 15:249-261.
- Flores C. J. A. 2007. Análisis de gradiente y dinámica sucesional de bosques de encino (*Quercus*) en las sierras Madre Oriental y Occidental de México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Químicas, Ingeniería y Medicina, Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP. México. 95 p.
- Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: Studies from temperate-evergreen deciduous forests. Cambridge University Press. West Nyack, NY. USA. 278 p.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Ed. Offset Larios. Guadalajara, Jal. México. 69 p.
- Gomes, E. P., W. Mantovani and P. Y. Kageyama. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1):47-60.
- González V., L. M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 241 p.
- González V., L. M. 1990. Las Ericáceas de Jalisco, México. Colección Flora de Jalisco. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 141 p.
- Guerrero N., J. J. y G. A. López C. 1997. La vegetación y la flora de Sierra de Quila. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 134 p.



- Hernández D., F., Huerta O., B. Barrios D. y M. A. Posadas G. 2012. Análisis dasométrico y propuesta de ordenamiento agroforestal del bosque en Tetela de Ocampo, Puebla. *Avances en Investigación Agropecuaria*. 16(3): 75-82.
- Hernández L. I. 2007. Cambios en la estructura y composición del bosque bajo dos tratamientos silviculturales en la Comunidad de Capulálpam de Méndez, Ixtlán, Oaxaca, México. Tesis de maestría. Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. pp. 5-20.
- Jardel P. E. J., A. L. Santiago P., C. Cortés M., y F. Castillo N. 2004. Sucesión y dinámica de rodales. In: Cuevas G., R. y E. J. Jardel P. 2004. Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. pp. 179-203.
- Kolb, T. E., M. R. Wagner and W. W. Covington. 1994. Concepts of forest health: Utilitarian and ecosystem perspectives. *Journal of Forestry*. 92:10-15.
- Londoño, A. C. y E. M. Jiménez. 1999. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años). *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. 14(1):41-58.
- Lugo, A. E. and F. N. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica*. 28(4a):585-599.
- Milena, S. y G. Venegas. 1999. Tablas de volumen comercial con corteza para encino, roble y otras especies del bosque pluvial montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. (CATIE). Serie Técnica. Informe Técnico Núm. 306. pp. 10-13.
- Oliver, C.D. and Larson, B.C. 1996. Forest stand dynamics. John Wiley and Sons, New York, NY. USA. 520 p.
- Olvera V., M., B. L. Figueroa R. y J. M. Vázquez L. 2010. Is there environmental differentiation in the *Quercus* dominated forests of west-central Mexico? *Plant Ecology* 211:321-335.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (FAO). 2011. Situación de los bosques del mundo. Roma, Italia. 176 p. <http://www.fao.org/docrep/013/i2000s/i2000s.pdf> (22 de noviembre de 2013).
- Päivinen, R., H. Gyde L., S. Poso y T. Zawila-Nieszwiecki. 1994. Directrices internacionales de IUFRO para la monitorización de los recursos forestales. Unión Internacional de Institutos de Investigación Forestal. IUFRO World Series Vol. 5. Viena, Austria. pp. 55-97.
- Quinto M., H., R. Rengifo I. y Y. A. Ramos P. 2009. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque pluvial tropical de Chocó (Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía - Medellín*. 62(1), 4855-4868.
- Ramírez, H., A. Torres y J. Serrano. 2002. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos* 15(2): 177-184.
- Santiago P., A. L. and R. Villavicencio G. 2007. Multiple analyses of environmental and structural variables to characterization of *Quercus Pinus* forests in the La Primavera, Jalisco, Mexico. In: The Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. 15 al 19 de julio del 2007. Morelia, Mich. México. 381 p.
- Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH). 1993. Estudio de la flora y fauna de la zona protectora forestal Sierra de Quila. SARH-SFF. Guadalajara, Jal. México. 69 p.
- Sheil, D., S. Jennings and P. Savill. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo: a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 16:765-800.
- Smith, T. F., D. M. Rizzo and M. North. 2005. Patterns of mortality in an old-growth mixed-conifer forest of the southern Sierra Nevada, California. *For. Sci.* 51:266-275.
- Spurr, S. H. y B. V. Barnes. 1982. *Ecología Forestal*. A. G. T. Editor. México D.F. México. 690 p.
- Veblen, T. T., J. J. Armesto, B. R. Burns, T. Kitzberger, A. Lara, B. León, and K. R. Young. 2005. The coniferous forests of South America. In: Andersson, F. and S. Gessel (eds). *Ecosystems of the World: Coniferous Forests*. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. 633 p.
- Vega R., D., R. Villavicencio G., A. L. Santiago P., J. M. Chávez A. y S. L. Toledo G. 2011. La capacidad de infiltración de agua de la microcuenca del río Santa Rosa de la Sierra de Quila, y su valoración al pago como un servicio ambiental. In: Villavicencio G., R., A. L. Santiago P., V. C. Rosas E. y L. Hernández L. (cords). 2011. I Foro de conocimiento, uso y gestión del Área Natural Protegida Sierra de Quila. 11 y 12 de noviembre de 2011. Universidad de Guadalajara. Tecolotlán, Jal. México. pp. 22-26.
- Villavicencio G., R. 2004. Kartierung von Vegetationsstrukturen und deren Veränderung in Naturschutzgebieten mit Hilfe von Fernerkundung und terrestrische Inventurverfahren. Dargestellt am Beispiel des Schutzgebietes für Flora und Fauna Sierra de Quila im Bundesstaat Jalisco im Westen Mexikos. Cuvillier Verlag, Göttingen. Deutschland. 161 p.
- Villavicencio G., R., A. L. Santiago P., J. J. Godínez H., J. M. Chávez A. y S. L. Toledo G. 2012. Efecto de la fragmentación sobre la regeneración natural de la Sierra de Quila, Jalisco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(11): 9-23.
- Villavicencio G., R., P. Bauche P., A. Gallegos R., A. L. Santiago P. y F. M. Huerta M. 2006. Caracterización estructural y diversidad de comunidades arbóreas de la Sierra de Quila, Ibugana. 13(1) 67-76.
- Villavicencio G., R., S. L. Toledo G., R. Ávila C., A. L. Santiago P. y B. Martínez R. 2013. Áreas potenciales de infiltración en tres microcuencas de la Sierra de Quila, estado de Jalisco. In: Méndez G., J., A. Zarate L. y H. D. González L. (comp). *Memorias de resúmenes del XI Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales*. 1 al 4 de octubre de 2013. Somerefo/Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coah. México. 297 p.
- Woods, K. D. 2000. Long-term change and spatial pattern in a late-successional hemlock-northern hardwood forest. *J. Ecol.* 88:267-282.



